

**UNTERSUCHUNGEN ZUR TOPOGRAFISCHEN ANATOMIE
DER RETINA
UND ZUR SEHFELDTOPOLOGIE
IM AUGE DER HONIGBIENE,
APIS MELLIFERA (HYMENOPTERA).**

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER

**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH**
—

VON
ERNST W. SOMMER
—
VON SUMISWALD BE

BEGUTACHTET VON HERRN
Prof. Dr. R. WEHNER
UNIVERSITÄT ZÜRICH

1980
—



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**UNTERSUCHUNGEN ZUR TOPOGRAFISCHEN ANATOMIE
DER RETINA
UND ZUR SEHFELDTOPOLOGIE
IM AUGE DER HONIGBIENE,
APIS MELLIFERA (HYMENOPTERA).**

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH**

VON
ERNST W. SOMMER
VON SUMISWALD BE

BEGUTACHTET VON HERRN
Prof. Dr. R. WEHNER
UNIVERSITÄT ZÜRICH



Herrn Prof.Dr.R.Weohner danke ich für die Leitung, Unterstützung und Diskussion der Arbeit, den Herren Dr.T.Labhart und Dr.E.Meyer für die kritische Diskussion der Ergebnisse, den Herren Dr.E.Wehrli und Dr.H.Hegnauer für die Einführung in die Gefrierätztechnik, Herrn Dr.M.Müller (ETH Zürich) für die Hilfe bei der Anwendung der Gefriersubstitutionstechnik, Frau D.Metzger für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen, Herrn R.Sulzer für die feinmechanische Präzisionsarbeit beim Umbau der Goniometerapparatur, sowie Frl.S.Sgier für die technische Assistenz in Histologie und Fotografie.

Die Arbeit wurde vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziell unterstützt (Kreditnummer 3.529-0.75).

INHALTSVERZEICHNIS

SS.

I. EINLEITUNG	11
II. MATERIAL UND METHODEN	17
<i>Teil A: <u>HISTOLOGIE</u></i>	
1. Versuchstiere	17
2. LM- und EM-Fixations- und Präparationstechnik	17
3. Schnitttechnik	18
4. EM-Ausrüstung	19
5. Gefriersubstitutionstechnik	19
6. Gefrierätztechnik	21
7. Bildanalyse und Bildauswertung	21
8. Test-Statistik	22
9. Abkürzungen und mathematische Symbole	23
<i>Teil B: <u>OPTIK</u></i>	
1. Antidrom beleuchtete Pseudopupille	24
2. Versuchsaapparatur	24
3. Lokalisation der Pseudopupille	25
4. Fixierung des Kopfes in natürlicher Kopfstellung	25
5. Raster-EM-Aufnahmen von Bienenköpfen bei annähernd natürlicher Kopfhaltung	26
III. ERGEBNISSE	31
<i>Teil A: <u>Strukturelle Spezialisierungen in verschiedenen Augenbereichen</u></i>	
1. Ein spezialisierter Sehbereich am dorsalsten Augenrand	33
1.1. Kürzester Ommatidienlängenbereich des ganzen Auges	33
1.2. Eine "graue Corneazone" am dorsalsten Augenrand	33
- Charakterisierung	33
- Bestimmung der Ausdehnung	44
1.3. 9er-Retinulae	49
- Identifikation der UV-Rezeptoren in der 9er-Retinula	51
- Unterschiedliche Mikrovilli-Durchmesser	51
- Analyse der Kernhorizonte in der 9er-Retinula	53

- Numerierung der Retinulazellen in der 9er-Region	56
- Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom	60
- Untersuchung der Rhabdomdrehung in der 9er-Retinula	62
- Bestimmung der Anzahl der 9er-Ommatidien in der 9er-Region	62
- Anordnung der UV-Zellen in der 9er-Region	64
1.4. Korrelation zwischen der "grauen Corneazone" und der 9er-Region	66
2. Charakterisierung der Übergangszone zwischen der spezialisierten 9er- und der dorsalen 8er-Region	67
3. Charakterisierung der 8er-Retinulae	69
3.1. Regionale Unterschiede in der Retinulalänge	69
3.2. Typisierung und Numerierung der 8er-Retinulae	69
3.3. Topografische Untersuchung der Rhabdomdrehung (Twist)	70
- Mittlere Rhabdomdrehung und Twistrate in der dorso- lateralen Retina	70
- Retinulabau und Rhabdomdrehung in der ventralen Retina	73
- Bestimmung der Twistrate in der ventralen Retina	85
3.4. Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der Rhabdomdrehung	88
3.5. Abgrenzung der Übergangszone zwischen der dorsa- len und der ventralen Rhabdomgeometrie	89
3.6. Bestimmung des Augenhorizontes bei natürlicher Kopfhaltung	93
4. Verifizierung der Rhabdomdrehung (Twist)	95
4.1. Mögliche Artefakte, die eine Rhabdomdrehung entstehen lassen könnten	95
4.2. Anwendung der Gefriersubstitutionstechnik	96
4.3. Anwendung der Gefrierätztechnik	100
5. Untersuchung des ventralsten Augenrandbereiches	105

Teil B: Regionaler Vergleich der Retinula-
baupläne

1.	Bestimmung der mittleren Retinulalänge entlang der Augenlängsachse	108
2.	Vergleich der Twistraten in der dorsalen und in der ventralen 8er-Region	109
3.	Vergleich der Lagepositionen der mittleren Kernhorizonte in den drei untersuchten Augenregionen	112
4.	Vergleich der Rhabdomgeometrie sowie der mittleren Rhabdom- und Rhabdomerflächen in den drei Retinulatypen	114
5.	Vergleich der mittleren Mikrovilli-Zahlen in den drei Retinulatypen	116
6.	Vergleich der mittleren Cytoplasmaflächen der einzelnen Sehzellen in den drei Retinulatypen	119
7.	Regionaler Vergleich des Pigmentgranula-Gehaltes in den Sehzellen der drei Retinulatypen	121

Teil C: Optische Bestimmung des binoculären

Sehfeldbereiches (dorsale Augenhälfte)

1.	Antidrom beleuchtete Pseudopupille	123
2.	Bestimmung der in Zenitposition ausgerichteten Ommatidien	123
3.	Bestimmung der Horizontposition der Pseudopupille	125
4.	Ausdehnung des binoculären Sehbereiches in der dorsalen Augenregion	126
5.	Abgrenzung der 9er-Region im Raumkoordinaten-System	133
6.	Raumorientierung der Mikrovilli-Richtungen der Zellen Nr.1,5 und 9 in den 9er-Retinulae	135

Teil D: Tabellen

137

IV. DISKUSSION	152
1. Die spezialisierte 9er-Region am dorsalsten Augenrand	152
1.1. Optische Konsequenzen der Porenkanäle in der "grauen Corneazone"	152
1.2. Struktureigentümlichkeiten der 9er-Retinulae	154
2. Strukturmerkmale im Retinulabau der 8er-Region	158
3. Zur Sehfeldtopologie in der dorsalen Augenhälfte	161
4. Funktionelle Interpretation des "UV-Fächers" in der 9er-Region	163
V. LITERATURVERZEICHNIS	171
VI. ZUSAMMENFASSUNG	178

"Those who have handled sciences have been either men of experiments or men of thoughts. The men of experiments are like the ants, they only collect and use. The reasoners resemble spiders, who make webs out of their own substances. But the bee takes a middle course, it gathers its material from the flowers . . . , but transforms and digests it by a power of its own. Not unlike this is the true power of philosophy."

By Francis Bacon

I. EINLEITUNG

Bei der Vielzahl der scheinbar gleichartigen Ommatidien, die am Aufbau der Komplexaugen von Insekten beteiligt sind, stellt sich die Frage, ob bestimmte Augenbereiche bezüglich ihrer Struktur und Funktion über spezielle Elemente verfügen. Solche spezialisierten Retinabezirke konnten in den Augen von verschiedenen Insektenarten bereits analysiert werden:

BRAITENBERG (1970,1972) beschreibt im Auge von *Musca* (Diptera) regionsspezifische Unterschiede in der Linsengeometrie, im Linsendurchmesser und in der Rhabdomeranordnung. WADA (1974a,b) konnte im Auge von *Calliphora* (Diptera) spezielle randzonale Ommatidien nachweisen. Im Doppelauge von *Ascalaphus* (Neuroptera) enthält der dorso-frontale Augenbereich nur UV-Rezeptoren, während der ventro-posteriore Bereich zusätzlich noch Rezeptoren besitzt, deren Sehfärbstoff ein langwelliges Empfindlichkeitsmaximum aufweist (GOGALA,1967; GOGALA et al.,1970; SCHNEIDER et al., 1978). BURGHause (1978) beschreibt in den Augen von acht untersuchten Grillenarten im dorso-frontalen Bereich einen Augenteil, dessen Ommatidienbau stark von dem der zentralen Ommatidien abweicht. Mindestens zwei spezialisierte Augenregionen mit unterschiedlichen Rhabdomformen enthalten auch die Augen des Wasserläufers *Gerris lacustris* (SCHNEIDER und LANGER,1969). Das Auge von *Hemicordulia tau* (Odonata) kann nach Befunden von LAUGHLIN und MCGINNESS (1978) bezüglich der Pigmentfärbung, der Facettengröße und -anordnung in drei Regionen unterteilt werden: in eine dorsale, eine ventrale und einen posterioren Streifen am Augenrand, der larvale Strukturmerkmale beibehält. SHERK (1977,1978a,b,c) beschreibt regionale Unterschiede im Ommatidienbau des larvalen und adulten Libellenauges. Im Auge der Grabwespe *Sphex cognatus*, das mehr als 10'000 Ommatidien enthält, findet RIBI (1978) zwei Retinulatyphen, die im Verhältnis von 1:3 zufällig angeordnet sind. HERRLING (1975,1976) hat im Auge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* drei Ommatidientypen in verschiedenen Augenregionen nachweisen können. Strukturelle Unterschiede finden sich auch im Auge der Honigbiene *Apis mellifera*: GRIBAKIN (1972) hat in der dorsalen Region Rhabdome mit

rechteckiger Querschnittsfläche, ventral dagegen solche mit runder Form beobachtet. In der Äquatorzone wird dieser charakteristische morphologische Unterschied zwischen den beiden Retinulatypes verwischt (GRUNDLER, 1974). In funktioneller Hinsicht wird aufgrund der Resultate von Verhaltensversuchen postuliert, dass im Bienenauge der ventrale Teil des frontalen Sehfeldes besonders empfindlich auf Formunterschiede von Schwarz-Weiss-Mustern reagiert (WEHNER, 1972a,b; FLATT, 1975; LEHRER, 1976; WEHNER und FLATT, 1977; WEHNER, in Vorb.). Für die Bestimmung der E-Vektor-Richtung von linear polarisiertem Himmelslicht verwenden Bienen und Wüstenameisen (*Cataglyphis bicolor*) den dorsalen Augenbereich (Bienen: von FRISCH, 1965, S. 419; KIRSCHFELD, 1973a; von HELVERSEN und EDRICH, 1975; EDRICH und von HELVERSEN, 1976. Ameisen: DUELLI, 1974). Verhaltensversuche mit dieser Wüstenameise und der Biene führten zur Bestätigung einer Vermutung von v. FRISCH (1954), dass nur die im Ultraviolett (UV) empfindlichen Sehzellen als E-Vektor-Analysatoren wirksam sind (DUELLI und WEHNER, 1973; von HELVERSEN und EDRICH, 1974). In den Komplexaugen der Bienen und der Ameisen, deren Ommatidien je 9 Sehzellen enthalten, sind ein Drittel aller Sehzellen als UV-Empfänger ausgebildet (MENZEL und SNYDER, 1974; MENZEL und BLAKERS, 1975¹). Diese UV-Rezeptoren besitzen lange Axone, die im zweiten optischen Ganglion (Medulla) enden (RIBI, 1974; MENZEL und BLAKERS, 1976; MEYER, 1976). Bei Bienen lassen sich die übrigen 6 Sehzellen im Ommatidium nach elektro- und verhaltensphysiologischen Untersuchungen in Blau- und Grünrezeptoren unterteilen (AUTRUM und von ZWEHL, 1964; DAUMER, 1965; von HELVERSEN, 1972). Bei der Ameise *Cataglyphis bicolor* hat KRETZ (1977) nach Verhaltensexperimenten noch einen weiteren Rezeptortyp mit einem Empfindlichkeitsmaximum im Gelb-Bereich postuliert; elektrophysiologisch wurden im zentralen Augenbereich bisher jedoch nur UV- und Grünrezeptoren nachgewiesen (MOTTE und WEHNER, in Vorb.). Die "langwelligen" Rezeptoren enden mit kurzen Axonen in verschiedenen Schichten des ersten optischen Ganglions (Lamina). Dort sind sie auf Monopolzellen geschaltet. Lichtmikroskopische Befunde aus der Lamina von

¹ *Myrmecia gulosa*

Hymenopteren liegen vor allem von Bienen und Ameisen vor (*Bienen*: CAJAL und SANCHEZ, 1915; STRAUSFELD, 1970; RIBI, 1974, 1975a. *Ameisen*: RIBI, 1975b). Erste Erkenntnisse über den Verschaltungsplan der Axone sind bei den gleichen Versuchstieren mit ultrastrukturellen und elektrophysiologischen Untersuchungen in der Lamina gewonnen worden (*Bienen*: VARELA, 1970; MENZEL, 1974; RIBI, 1975c; 1979; MENZEL und BLAKERS, 1976. *Ameisen*: MEYER, 1976, 1979). Eine für das Polarisationssehen bedeutsame Struktureigentümlichkeit findet sich bereits in der Retina: Die Rhabdome sind nicht gestreckt, sondern entlang ihrer Längsachse verdreht (GRUNDLER, 1974; SOMMER und WEHNER, 1975; WEHNER et al., 1975). Diese Drehung (Twist) erfasst hauptsächlich acht der neun Sehzellen eines Ommatidiums, da nur diese acht langen Zellen mit ihren Mikrovilli am Aufbau des Rhabdoms über seine gesamte Länge beteiligt sind. Die neunte Zelle tritt erst im basalen Teil in den Rhabdomerverband ein (GRIBAKIN, 1972; GRUNDLER, 1972). Analoge Twistverhältnisse sind im Komplexauge einer australischen Ameisenart (*Myrmecia gulosa*) entdeckt worden (MENZEL und BLAKERS, 1975). Im Bienenauge kommen zwei Rhabdomtypen etwa gleich häufig vor, die sich in der Geometrie der Rhabdomeranordnung unterscheiden und von denen der eine im Uhrzeigersinn und der andere im Gegenuhrzeigersinn verdreht ist. Die Twistrate beträgt ungefähr $1^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ Retinulalänge in der dorsalen Augenregion. Optische Berechnungen zeigen, dass die Polarisationsempfindlichkeit durch diesen Twist in den acht langen Sehzellen fast vollständig zerstört wird, in der kurzen basalen UV-Zelle jedoch erhalten bleibt (BERNARD und WEHNER, 1975; WEHNER et al., 1975; WEHNER, 1976a,b). Eine Aufgabe dieser Arbeit wird es sein, darauf zu prüfen, ob der Twist artifiziell bei Präparation oder Fixierung entstehen kann.

Theoretische Überlegungen, wie viele Rezeptoren mit unterschiedlich angeordneten Analysatoren notwendig sind, um die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichts eindeutig bestimmen zu können, führten zu folgendem Minimalmodell für die E-Vektor-Analyse (KIRSCHFELD, 1972): Im einen Fall, bei Anwendung der Sukzessiv-Methode, würde das Tier nur einen einzigen Rezeptor verwenden

und bei Rotation dieses Analysators (durch Kopfbewegung oder Körperdrehung) aus der Lageposition der maximalen bzw. minimalen Erregung die E-Vektor-Richtung bestimmen. Im anderen Fall, nach dem Prinzip der Simultan-Methode, benötigt man drei Rezeptoren mit verschiedenen ausgerichteten Analysatoren; oder zwei polarisationsempfindliche Rezeptoren (Mikrovilli-Richtungen $\alpha_2 \neq \alpha_1 \pm 90^\circ$), die mit einem polarisationsunempfindlichen UV-Rezeptor zusammenarbeiten. Das Vorhandensein von kurzen polarisationsempfindlichen UV-Rezeptoren und langen polarisationsunempfindlichen UV-Zellen deutet auf die Realisierung des zweiten Modells hin (s. auch von HELVERSEN und EDRICH, 1977): Zwei benachbarte Ommatidien mit entgegengesetzt verdrehten Retinulae erfüllen die minimalen Bedingungen zur Analyse des E-Vektors des linear polarisierten Lichts. Zwei neunte Zellen dienen als polarisationsempfindliche Analysatoren, die mit einem polarisationsunempfindlichen Empfänger, den langen UV-Zellen, zusammenarbeiten (BERNARD und WEHNER, 1975; WEHNER et al., 1975; WEHNER und BERNARD, 1976).

Am dorsalsten Augenrand findet sich dagegen eine spezialisierte Retinaregion mit abweichendem Ommatidienbau. Die Retinulae in dieser Randzone besitzen nicht acht lange und eine kurze basale Retinulazelle, sondern neun lange, unverdrehte Retinulazellen (SCHINZ, 1975; RÄBER, 1975). Da diese spezialisierte Zone aufgrund ihrer Lage am dorsalsten Augenrand und verhaltensphysiologischen Experimenten von potentieller Bedeutung für die E-Vektor-Analyse ist, werden folgende Fragen geprüft: Welches sind die UV-Rezeptoren in diesen 9er-Retinulae? Wie sind die Mikrovilli-Richtungen dieser UV-Zellen zueinander angeordnet? Wohin blickt die Neuner-Region? Wie gross ist sie (Zahl der Retinulae relativ zur gesamten Retina)?

Unter Normalbedingungen stehen den Bienen und Wüstenameisen für eine Polarisationsmuster-Orientierung nicht nur einzelne Himmelsausschnitte, sondern weite Himmelsbereiche zur Verfügung. Die Frage liegt nahe, ob das Insekt für die E-Vektor-Analyse eine ganz bestimmte Augenregion verwendet und ob dabei

einzelne Himmelsbezirke bevorzugt werden. Im Verhaltenstest führten bei der Ameise *Cataglyphis bicolor* Teilübermalungen der Augen oder auch eine Einschränkung des sichtbaren Himmelsbereiches zur Entdeckung einer bevorzugten E-Vektor-Analysatorzone. Das Zentrum dieser Zone liegt 51° über dem Horizont und schliesst mit der Körperlängsachse einen Azimutwinkel von 45° ein. Für ein gerichtetes Heimfindevermögen genügen dieser Ameise Augenbereiche von je 10° Durchmesser pro Auge. Diesen Bereichen können jeweils 9-17 Ommatidien zugeordnet werden (DUELLI, 1974, 1975). Bei Bienen liegt die entsprechende Grenze bei $11-15^\circ$, wie bereits von FRISCH (1965, S. 384) bei seinen klassischen Ofenrohrversuchen festgestellt hat. Dieses Ergebnis ist von ZOLOTOV und FRANTSEVICH (1973) bestätigt worden. Zudem haben die Autoren zeigen können, dass bei Bienen 25-50 Ommatidien für eine gerichtete Orientierung ausreichen, eine maximale Orientierungsgenauigkeit jedoch erst mit 150-200 Ommatidien erreicht wird. Nach EDRICH und von HELVERSEN (1976) genügt einer Biene ein Bereich von linear polarisiertem Licht mit weniger als einem Grad Durchmesser, um ihren Tanz auf einer horizontal gestellten Wabe noch orientieren zu können. Für die E-Vektor-Bestimmung werden dabei nur 7 auf den Zenit schauende Ommatidien benötigt.

Um die bei natürlicher Kopfhaltung auf den Zenit schauenden Ommatidien zu bestimmen und das Sehfeld der spezialisierten Randregion abzugrenzen, wurden mit Hilfe der Pseudopupillen-Methode bei antidromen Beleuchtungsbedingungen (KIRSCHFELD, 1973a) die Blickrichtungen innerhalb der dorsalen Augenhälfte in einem Raumkoordinaten-System dargestellt. Mit Hilfe dieser Methode lässt sich auch der binokuläre Sehbereich abgrenzen. Für eine funktionelle Interpretation der E-Vektor-Analyse wird die Anordnung der Mikrovilli-Richtungen in den UV-Rezeptoren der spezialisierten dorsalen Randzone geprüft und mit der Ausrichtung der UV-Zellen in der übrigen Retina verglichen. Die Kombination von histologischen und optischen Untersuchungs-

Methoden erlaubt es, die topografisch erfasste Geometrie der Rhabdomanordnung auf die Himmelskugel zu projizieren und Überlegungen zur Himmelsnavigation nach einem retinalen Erregungsbild anzustellen.

II. MATERIAL UND METHODEN

Teil A: HISTOLOGIE

1. Versuchstiere

Für die Untersuchungen wurden adulte Bienenarbeiterinnen (*Apis mellifera mellifera*) vom Flugbrett der Bienenstöcke des Zoologischen Institutes (Universität Zürich) weggefangen. Für die Analyse des dorsalsten Corneabereiches in Längs- und in Querschnitten waren frisch geschlüpfte Bienen am besten geeignet.

2. LM- und EM-Fixations- und Präparationstechnik

Während 5-10 Min. bei 6°C unterkühlte Versuchstiere wurden dekapitiert und in ein gekühltes (4-6°C) Fixationsgemisch überführt, das aus 2% Paraformaldehydlösung, 2.5% Glutaraldehydlösung und 0.05 M Cacodylatpuffer von pH 7.3 (modifiziert nach KARNOVSKY, 1965) zusammengesetzt war. In dieser Lösung schnitt ich mit einer Rasierklinge ein anteriores sowie ein posteriores Fenster in die Kopfkapsel, um die darunter liegenden Luftsäcke und Futtersaftdrüsen entfernen zu können und zugleich ein schnelleres Eindringen der Fixationsflüssigkeit zu ermöglichen. Die Köpfe blieben bei 6°C und unter ständiger Rotation der Präparategläser während 3-5 Std. in der Fixationslösung. Nach mehrmaligem Waschen in 0.05 M Cacodylatpuffer (pH 7.3) erfolgte die Nachfixation in 1-2% OsO_4 -Lösung in 0.1 M S-Collidinpuffer (modifiziert nach BENNETT u. LUFT, 1959) während 1 Std. bei Raumtemperatur und im Dunkeln. Nachher wurden die Präparate kurz in H_2O gewaschen und während ca. 30 Min. in 2-2-Dimethoxypropan (MÜLLER u. JACKS, 1975) chemisch entwässert. Nach der Überführung der Präparate in 100% Aceton erfolgte die Infiltration in einem Aceton-Epoxyharzgemisch (3 : 1; 1 : 1) und schliesslich die Einbettung in das Epoxyharzgemisch (nach LUFT, 1961). GOLGI-EM-Präparate wurden nach der Methode in SOMMER und WEHNER (1975) hergestellt.

3. Schnittechnik

Frontale und horizontale Serieschnitte von 30-60µm Dicke konnten mit einem JUNG-Schlittenmikrotom bei Verwendung von SCHICK-Klingen hergestellt und anschliessend auf einem mit Teflon besprühten Objektträger in geordneten Streifen aufgereiht werden. Die Streckung der einzelnen Schnitte erfolgte während ca. 3 Min. auf einer 60° warmen Heizplatte, wobei die Schnitte zusätzlich in einem Tropfen des Epoxyharzgemisches (nach LUFT, 1961) eingebettet und mit einem ebenfalls Teflon besprühten Acetat-Schild bedeckt wurden. Nach erfolgter Polymerisation des Epoxyharzes liessen sich Deckschild und Objektträger mühelos vom Einbettungsmedium trennen und die Schnitte konnten im LM für die Herstellung von Ultradünnschnittserien selektioniert und fotografiert werden. Die ausgewählten Längsschnitte wurden so umgebettet, dass rechtwinklig dazu auf einem Ultramikrotom (REICHERT OM-U3) eine lückenlose Serie von 1µm-Tangentialschnitten hergestellt werden konnte. Die aufgefangenen Schnitte wurden anschliessend auf Gelatine-Chromalaun beschichteten Objektträgern in Reihen angeordnet und auf der 60° warmen Heizplatte mit einer Methylenblau-Lösung gefärbt. Damit konnten im LEITZ-Fotomikroskop bei genau definierter Schnitttiefe Übersichtsaufnahmen von einzelnen Semidünnschnitten angefertigt werden. Nach jedem zehnten 1µm-Schnitt wechselte ich das Glasmesser gegen ein Diamantmesser aus, mit dem zwei Bänder zu je 10 silber-goldig interferierenden Ultradünnschnitten hergestellt wurden. Jedes Band wurde auf einem 1-Loch-Kupfernnetzchen (BALZERS 01 190) aufgefangen, das mit einem Formvarfilm beschichtet und mit Kohle bedampft worden war. Die Schnittkontrastierung erfolgte für je 10 Min. in Uranylacetat und Bleicitrat (nach REYNOLDS, 1963).

4. EM-Ausrüstung

Für die Untersuchungen wurden ein SIEMENS-EM 102 und ein ZEISS-EM 9S (letzteres von der Abteilung für Krebsforschung der Universität Zürich) freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

5. Gefriersubstitution

5.1. Apparatur

Ein Messingblock mit Deckel und Bohrungen für Eppendorf-Röhrchen kann mit flüssigem Stickstoff gekühlt werden. Die Temperaturkontrolle erfolgt mit einer BALZERS Freeze-Etching Device Control Unit GA-1. Diese an der ETH-Zürich gebaute Apparatur konnte durch das Entgegenkommen von Herrn Dr. M. Müller an Ort und Stelle benutzt werden.

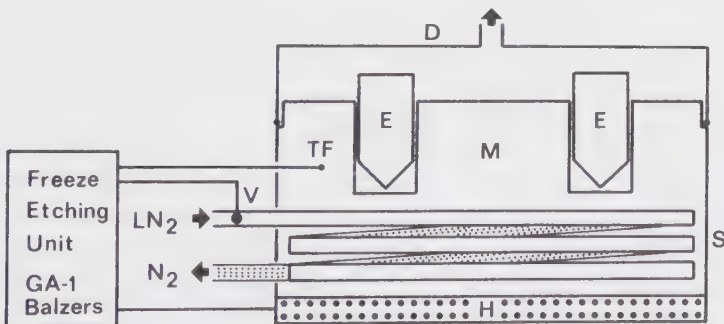


Abb. 1: Tiefkühlblock. Messingblock (M) mit Deckel (D) und Absaugstutzen. In die Bohrungen im Messingblock werden die Eppendorfröhrchen (E) gestellt. Der Block wird mit Hilfe einer Durchflussspirale (S) für flüssigen Stickstoff (LN₂) gekühlt. Das Einlassventil (V) für den flüssigen Stickstoff wird von der Kontrolleinheit gesteuert. Dasselbe gilt auch für die Heizung (H). Die Temperatur wird über einen Thermofühler (TF) gemessen.

5.2. Fixation und Entwässerung mittels Gefriersubstitution

Serien 1-4: Je vier Bienen pro Serie wurden bei 6°C für 5-10 Min. unterkühlt und nachher dekapitiert. Die beiden dorsalen Augenhälften präparierte ich anschliessend in Cacodylatpuffer (550 mOsm, pH 7.3) aus der Kopfkapsel heraus. In einem mit flüssigem Stickstoff vorgekühlten Gefäss erfolgte das Einfrieren der Augenhälften in flüssigem Propan innert wenigen Sekunden bei -180°C.

Serie 5: Zwei Bienenköpfe wurden in Cacodylatpuffer so präpariert, dass die beiden ganzen Augen sowie der grösste Teil der anterioren Chitinkapsel des Kopfes eingefroren werden konnten. Einzig eine kleine Öffnung auf der frontalen Kopfseite wurde angebracht, um die Futtersaftdrüsen und den Hauptanteil der Luftsäcke entfernen zu können. Auf der Kopfrückseite entstanden bei der vorliegenden Schnittführung lediglich zwei kleine Fenster, die das Eindringen der Gefrierflüssigkeit zusätzlich erleichterten. Bei dieser Präparationstechnik blieben die Gehirnstrukturen einschliesslich der Retinae in ihrer natürlichen Lage und waren durch die vorhandenen Chitinblenden ausreichend stabilisiert.

In die Eppendorfröhrchen wurden je 1 ml eines Gemisches von 5% Glutaraldehyd, 1% OsO₄ und 2.5% Uranylacetat in Methanol pipettiert, diese mit flüssigem Stickstoff gekühlt und mit flüssigem Propan aufgefüllt. Die eingefrorenen Bienenaugen wurden anschliessend in die Eppendorfröhrchen transferiert. Nachher kamen die Röhrchen in den in Abb.1 dargestellten Tiefkühlblock. Folgende Substitutionszeiten wurden angewendet: 6 h bei -90°C, 6 h bei -60°C und 6 h bei -30°C. Nach mehrmaligem Waschen in Aceton erfolgte die Infiltration der Präparate in ein Araldit-Epon-Gemisch (30% in Aceton) bei -30°C bzw. (70% in Aceton) bei 4°C. Das Plastikgemisch wurde bei 60°C in den Eppendorfröhrchen polymerisiert. Die hergestellten Ultradünnschnitte wurden nicht nachkontrastiert.

6. Gefrierätztechnik

In vier Serien wurden die dorsalen Augenhälften von je zwei Bienen in Cacodylatpuffer (550 mOsm, pH 7.3) mit 20% Glycerinzusatz präpariert und auf Goldplättchen in Freon 22 bei zusätzlicher Kühlung mit flüssigem Stickstoff festgefroren. Die Präparate wurden anschliessend auf einem Ringhalter montiert und in einer evakuierten (2×10^{-7} Torr) BALZERS 360 M - Gefrierätzapparatur nach dem Verfahren von MOOR et al. (1961, 1973) bei einer Objekttemperatur von -100°C mit einem gekühlten Messer gebrochen und während 1 (bis maximal 6) Minuten geätzt. Nach der Platin- und Kohlebedampfung konnte die Apparatur belüftet und die Präparate heraus genommen werden. Die Reinigung der Abdrücke von organischem Material liess sich mit 65% Salpetersäure bei 50°C über mehrere Stunden durchführen. Die gereinigten Replicas wurden nachher mehrmals in destilliertem Wasser gespült und auf mit Formvar befilmte Kupfernetzchen plazierte. Diese Abdrücke wurden in einem SIEMENS-EM 102 bei 80 und 125 kV untersucht und fotografiert.

Die BALZERS 360 M - Gefrierätzapparatur wurde freundlicherweise vom Botanischen Institut, Abteilung Cytologie (Direktor: Prof. Dr.H.R. Hohl) der Universität Zürich für diese Untersuchungen zur Verfügung gestellt.

7. Bildanalyse und Bildauswertung

Für die quantitative Bildauswertung stand ein MOP-AM 02 - System (KONTRON) zur halbautomatischen Erfassung von bildanalytischen Daten zur Verfügung, das über ein Interface mit einem HEWLETT-PACKARD Tischrechner 9815A gekoppelt war.

Der Digitalisierer des Peripheriegerätes erlaubt das Einlesen der Koordinaten beliebiger Kurven und Flächen oder grafischer Darstellungen in den Rechner. Dabei werden diese Analogwerte als eine Reihe von Einzelpunkten in eine Folge von digitalen Koordinatenwerten umgewandelt.

8. Teststatistik

8.1. Mittelwert $\bar{x}$ und Standardabweichung s mit $(n-1)$ -Wichtung

Die Mittelwertsberechnungen wurden mit einem HP Tischrechner 9815A oder einem Taschenrechner SR-51A (TEXAS INSTRUMENTS) durchgeführt.

8.2. t-Test

Für den Signifikanz-Test zweier Mittelwerte wurde der HP Tischrechner 9815A verwendet. Das Testprogramm wurde von E.Meyer in unserer Arbeitsgruppe freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

8.3. Kreisverteilungsstatistik

Für die statistische Behandlung der Vorzugsrichtungen der Mikrovilli-Längsachsen wählte ich die Kreisverteilungsstatistik nach BATSCHELET (1965):

Aus einer Verteilung zirkulär angeordneter Messwerte lässt sich ein mittlerer Vektor $\vec{r}$ in Polarkoordinaten berechnen, dessen Richtungskomponente φ' die durchschnittliche Orientierung der Mikrovilli-Längsachsen und dessen Länge r deren Streuung angibt. Werden die einzelnen Winkelmessungen mit a_i bezeichnet, so erhält man den Koordinatenwert für $\vec{r}$ wie folgt:

$$x = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \cos a_i \quad y = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sin a_i$$

Der mittlere Winkel von den verwendeten Messdaten ergibt sich aus:

$$\cos \varphi' = \frac{x}{r} \quad \text{und} \quad \sin \varphi' = \frac{y}{r} ;$$

wobei die Länge von $\vec{r}$ aus $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ berechnet wird.

Die Streuung r zeigt Werte von 0 (Zufallsverteilung) bis 1 (unimodale Verteilung). Der RAYLEIGH-Test mit der Testgrösse $z = nr^2$ gibt an, um welchen Betrag r von 0 abweichen muss, um eine Zufallsverteilung ausschliessen zu können. Die Grenzwerte

für $p = 0.05$ bzw. $p = 0.01$ sind bei BATSCHELET (1965) aus Tab. 20.1 ersichtlich. Die mittlere Winkelabweichung, die mit der Standardabweichung bei linear angeordneten Messdaten vergleichbar ist, wird als $s = \sqrt{2(1-r)}$ Radian bezeichnet und für die grafische Darstellung zusätzlich in Grad umgerechnet. Für eine direkte Winkelmessung ab EM-Abbildung wurde das MOP-HP-Bildauswertungssystem eingesetzt und bei Handeingabe der Daten ein programmierbarer Taschenrechner TI-59 (TEXAS INSTRUMENTS) verwendet.

9. Abkürzungen und mathematische Symbole

OsO ₄	Osmiumtetroxid	α_1, α_2	Mikrovilli-Richtungen
H ₂ O	Aqua (bidest.)		
LN ₂	Flüssiger Stickstoff	$\varphi, \vartheta, \zeta$	sphärische (Polar-) Koordinaten [s.Abb.2]
N ₂	Stickstoff		
LM	Lichtmikroskop		
EM	Elektronenmikroskop	x, y, z	Augen konstantes Achsensystem nach BRAITENBERG (1967, 1970) [s.Abb.5]
μm	10^6 m (Meter)		
$[\circ] \cdot \mu\text{m}^{-1}$	Drehrate		
n	Anzahl	$\vec{r}, \varphi'$	mittlerer Vektor und dessen Richtungskomponente im Polarkoordinatensystem
N	Nucleus		
UV	Ultraviolett		
d	dorsal	α_i	einzelne Winkelmessungen
v	ventral		
a	anterior	$\bar{x} \pm s.A.$	Mittelwert und Standardabweichung
p	posterior		
li	links		
re	rechts		

Teil B: OPTIK

1. Antidrom beleuchtete Pseudopupille

Das Pseudopupillenphänomen (KIRSCHFELD, 1967, 1973; FRANCESCHINI und KIRSCHFELD, 1971a,b; FRANCESCHINI, 1975) wird unter antidromer Beleuchtungsbedingung zur Bestimmung der dorsalen Sehfeldgrenze und des binoculären Sehbereiches verwendet. Bei Beobachtung dieser Pseudopupille im Mikroskop kann eine Gruppe von leuchtenden Ommatidien erfasst werden, deren optische Achsen parallel zum Strahlengang des Mikroskopes ausgerichtet sind. Mit Hilfe der Aperturblende lässt sich die Anzahl der aufleuchtenden Ommatidien auf eines oder (mit den umliegenden sechs) auf sieben einschränken.

2. Versuchsanordnung

Ein frischer Bienenkopf wird in einer genau festgelegten Ausgangsposition (s. Abschnitt 4) auf dem Zentrumszylinder eines Goniometers (Abb. 2c), der auf dem Beobachtungstisch eines ZEISS-Fotomikroskopes II justiert ist, so mit Plastilin fixiert, dass die etwas erweiterte Occipitalöffnung mit dem einen Ende eines beweglichen Lichtleiters von 1.0 mm Durchmesser in Berührungskontakt treten kann. Dieses Lichtleiterende wird von unten durch eine Bohrung im Zentrumszylinder des Goniometers eingeführt und lässt sich, was auch für den Zentrumszylinder selbst zutrifft, in der Höhe verstellen. Das zur Fixation verwendete Plastilin schützt die caudale Kopföffnung zugleich vor der Austrocknung. Es wird zudem darauf geachtet, dass die Kopfkapsel bei der Fixation auf dem Goniometer keine mechanische Deformation erleidet. Eine Punktlichtlampe dient zur Beleuchtung der Facettenoberfläche und erleichtert das Abzählen der Facettenreihen für die Lokalisation der Pseudopupille im x-y-z-Achsensystem des Facettenrasters. Alle Messungen werden in einem abgedunkelten Raum vorgenommen.

3. Lokalisation der Pseudopupille

Mit Hilfe des Goniometers (Abb. 2a) kann der Bienenkopf um die drei Hauptachsen gedreht werden. Die Richtungen der Sehachsen der aufleuchtenden Ommatidien werden auf eine Kugelfläche projiziert und können in sphärischen Koordinaten (Abb. 2b), d.h. bezüglich der Raumposition, beschrieben werden. Zusätzlich wird die Lage der Pseudopupille durch Abzählen der Facettenreihen im augenkonstanten x-y-z-Achsensystem festgelegt und auf eine Raster-EM-Aufnahme mit der Facettenanordnung der untersuchten Region übertragen.

4. Fixierung des Kopfes in natürlicher Kopfstellung

Mit Hilfe eines zentrierten Ocularfadenkreuzes wird die vertikale Symmetrieebene des Kopfes mit der Ebene $\varphi = 0^\circ$ des Goniometers zur Deckung gebracht. Die horizontale Achse dieses Kreuzes wird 500 μm oberhalb der dorsalen Ränder der beiden Antennenbasen (Abb. 3a) festgelegt. Dies entspricht annähernd der Horizontlinie des Auges. Als Orientierungshilfe und zur Kontrolle können die parallel dazu ausgerichteten Haare an den Facettengrenzen des Auges herangezogen werden, die nach NEESE (1965; cit. in von FRISCH, 1965, S.193) in der Richtung der optischen Achsen der umliegenden Ommatidien stehen. Anschliessend wird der Kopf in der ζ -Ebene um 90° gedreht, damit dieser bei lateraler Ansicht in der Sagittalebene justiert werden kann. Der Winkel zwischen der vertikalen Achse des Fadenkreuzes und einer Hilfslinie, die an die frontale Mandibelbasis und den posterioren Rand der beiden lateralen Ocelli gelegt wird, sei bei 15° festgelegt (Abb. 3b). Dieser mittlere Wert ist aus Einzelbilddauswertungen der natürlichen Kopfhaltung von im Flug gefilmtten bzw. fotografierten Bienen abgeleitet worden (LEHRER, in Vorb.; PELZER, in Vorb.). Nach dem beschriebenen Vorgehen ist die sphärische Koordinate ϑ bei 0° fixiert. Die ζ -Ebene wird nun wieder um 90° in die Ausgangsstellung zurück geschwenkt. Nach dieser Justierung des Kopfes liegt die frontale Horizontposition der in beiden

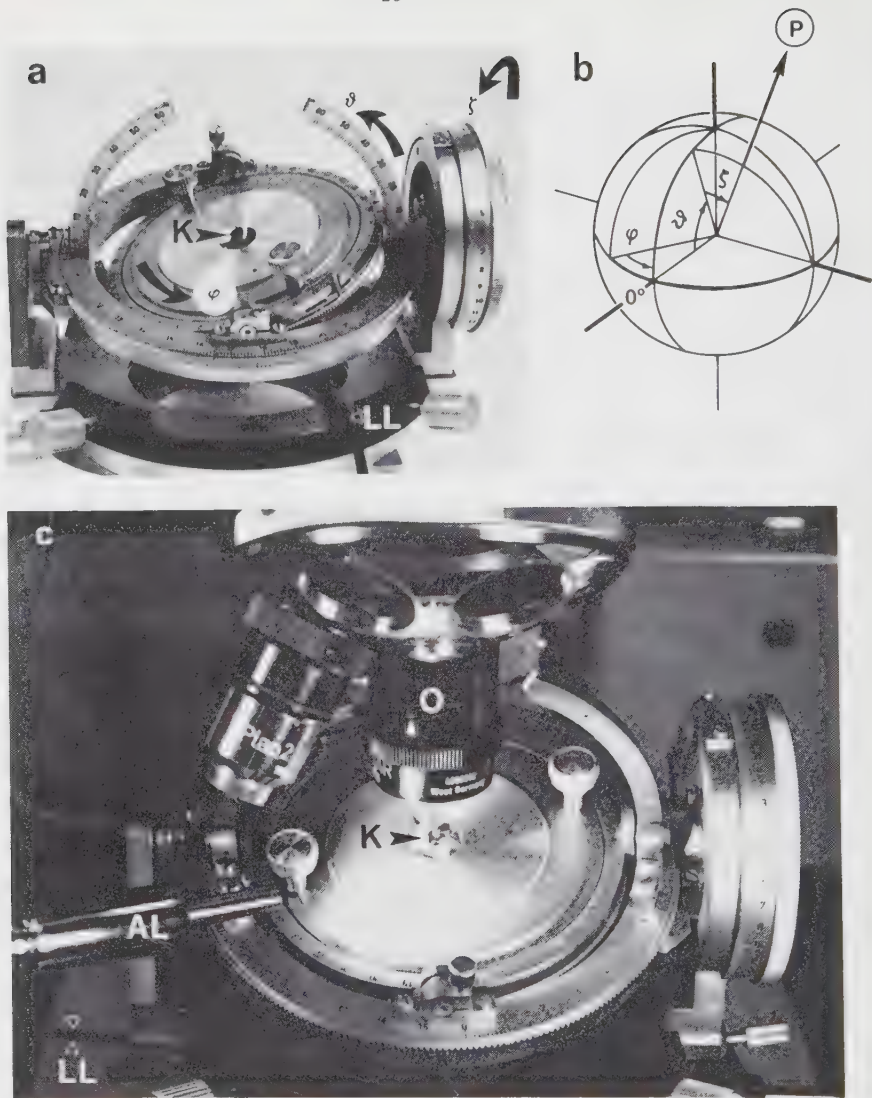


Abb. 2: [a] Mit Hilfe dieses Goniometers kann der im Zentrum fixierte Kopf (K) in den drei Hauptebenen gedreht werden. Die sphärischen Koordinaten (φ , θ , ζ) definieren die Raumposition derjenigen Pseudopupille, deren optische Achse parallel zum Strahlengang des Mikroskopes ausgerichtet ist (s. Abb. 2c). [b] Positionsbestimmung des Punktes P mittels der drei sphärischen Koordinaten. In der Abb. ist der positive Drehsinn der drei Koordinaten und deren Ausgangsposition (0°) dargestellt. [c] Komplette Apparatur zur Bestimmung der kontralateralen Sehfeldgrenze und des binoculären Sehfeldes. Der Bienenkopf (K) ist auf dem Zentrumszylinder mit Plastilin fixiert. O: Luminarobjektiv 16 mm/0.2 oder 25 mm/0.15 (nicht abgebildet). AL: Lichtleiter zur Beleuchtung des Auges bei der Zählung der Ommatidienreihen. LL: Lichtleiter (1 mm ϕ) für die antidrome Beleuchtung der Pseudopupille.

Augen aufleuchtenden Pseudopupillen ($\varphi = 0^\circ$, $\vartheta = 0^\circ$, $\zeta = 0^\circ$) genau parallel zur optischen Achse des Mikroskopes. Wird die ϑ - Ebene des Goniometers um den Betrag von 90° gedreht, so leuchten die Pseudopupillen in beiden Augen im LM exakt in der Zenitposition (vgl. Abb.55, Teil C) auf. Die horizontale Achse des Fadenkreuzes liegt in diesem Fall um den Betrag von $\vartheta = 11-12^\circ$ posterior des vordersten Randes der beiden lateralen Ocelli (Abb. 3c).

5. Raster-EM-Aufnahmen von Bienenköpfen bei annähernd natürlicher Kopfhaltung

Drei Bienenköpfe wurden unter Berücksichtigung der in Abschnitt 4 aufgezeigten Kriterien in natürlicher Haltung auf je einem Raster-EM-Präparateteller mit leitendem Kontaktkleber fixiert. Die Symmetrieverhältnisse des Kopfes sowie dessen Kippwinkel in der Medianebene wurden bezüglich der Bild-Vertikalen und -Horizontalen in Polaroidprobeaufnahmen überprüft. In der Abbildung 4 ist ein Bienenkopf in frontaler und lateraler Ansicht sowie in dorsaler Aufsicht gezeigt (siehe Schemata in Abb. 3).

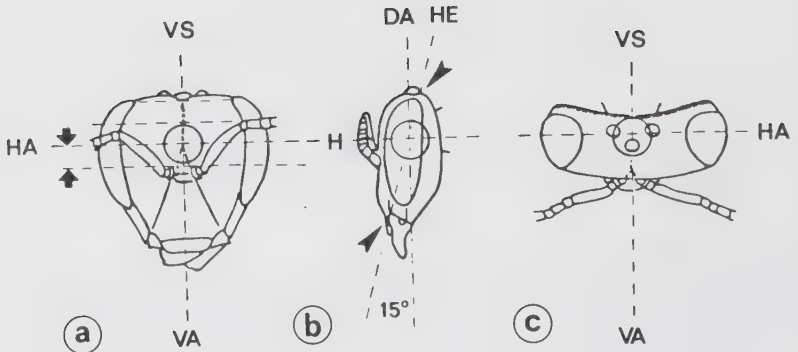


Abb. 3: Fixierung des Kopfes in annähernd natürlicher Stellung (auf dem Goniometertisch). [a] Frontale Ansicht. [b] Laterale Ansicht. [c] Dorsale Aufsicht. Mit Hilfe der vertikalen Achse (VA) eines zentrierten Ocularfadenkreuzes (Achsenschnittpunkt mit der horizontalen Achse in den Schemata mit Kreis markiert) wird die vertikale Symmetrieebene (VS) des Kopfes mit der Ebene $\varphi = 0^\circ$ des Goniometers zur Deckung gebracht. Die horizontale Achse (HA) des Kreuzes wird 500 μ m oberhalb der dorsalen Ränder der beiden Antennenbasen positioniert (die Distanz zwischen den beiden Pfeilen in [a] entspricht 500 μ m). Damit ist die Horizontalebene (H) des Auges erst approximativ bestimmt [a]. Nun wird die ϑ -Ebene des Goniometers justiert, indem der Winkel zwischen der dorso-ventralen Achse (DV) und einer Hilfsebene (HE), die durch die frontale Partie der Mandibulabasis und den posterioren Rand der lateralen Ocelli geht (Pfeile in [b]), bei 15° festgelegt wird (Begründung im Text). Damit ist die Horizontalebene (H) fixiert [b]. Durch Kippung des Kopfes um 90° in der ζ -Ebene wird die Justierung der ϑ -Ebene des Goniometers überprüft, indem die Übereinstimmung der vertikalen Achse des Kreuzes mit der vertikalen Symmetrieebene (VS) des Kopfes und die Position der horizontalen Achse bezüglich der lateralen Ocelli kontrolliert wird. Nach der Justierung des Goniometers ist die Zenitposition des Kopfes wie folgt festgelegt: $\varphi = 0^\circ$, $\vartheta = 90^\circ$ und $\zeta = 0^\circ$ [c].

Der Kopfmittelpunkt wird durch eine Höhenverstellung des Zentrumszylinders an die obere Tischfläche des Goniometers angepasst (s. Abb. 2).

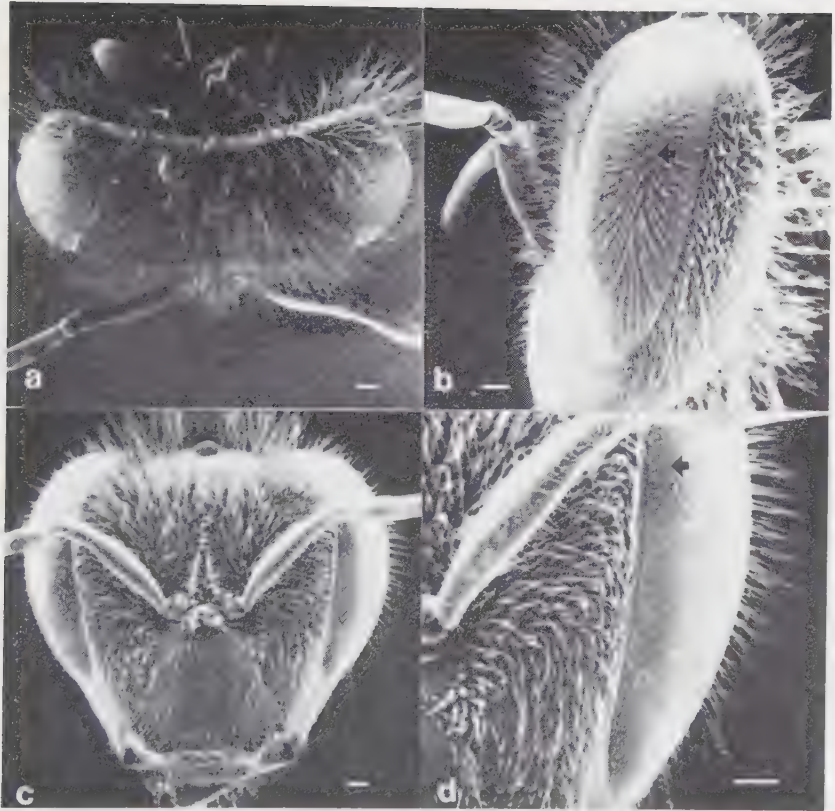


Abb. 4: Raster-EM-Aufnahmen eines Bienenkopfes bei annähernd natürlicher Kopfstellung (vgl. Text). [a] Dorsale Aufsicht. [b] Laterale Ansicht des linken Auges. [c] Frontale Ansicht. [d] Detailvergrößerung von [c]. Die Aufnahmewinkel stehen senkrecht zum Zentrum des Fadenkreuzes der analogen Ansichten in den Schemata der Abb. 3. Zur Kontrolle können diejenigen Augenborsten herangezogen werden, die unter diesen Aufnahmewinkeln bei exakt paralleler Ausrichtung punktförmig erscheinen (Pfeile in [b], [d]; in [a], [c] nicht erkennbar) und die analoge Position zum Zentrum des Fadenkreuzes markieren. In [d] liegt die horizontal ausgerichtete Augenborste (Pfeil) approximativ in der 67.-68. z-Reihe vom ventralen Augenrand aus gezählt und ist parallel zur optischen Achse der angrenzenden Facetten orientiert (vgl. von FRISCH, 1965, S.193). (Masseinheit: 100 μm)

III. ERGEBNISSE

Teil A: Strukturelle Spezialisierungen in verschiedenen Augenbereichen

Die annähernd 5500 Ommatidien in einem Komplexauge der Biene enthalten in bestimmten Augenregionen spezialisierte Bauelemente, die eine Anpassung an die mannigfaltigen Funktionen darstellen. Diese Struktureigentümlichkeiten werden in diesem Teil (A) vorwiegend qualitativ beschrieben und im Auge bei Verwendung des x-y-z-Achsensystems (nach BRAITENBERG, 1967, 1970) lokalisiert. In Teil B finden sich quantitative Angaben zu diesem Fragenkreis.

Das x-y-z-System sei anhand der Abbildung 5 eingeführt: Bei Hymenopteren verlaufen die z-Achsen in der dargestellten Seitenansicht des Auges parallel zu allen Augenbögen, die rechtwinklig zur Augenlängsachse angeordnet sind. Die positive z-Achsenrichtung weist zur posterioren Augenseite. Die y-Achsen verlaufen parallel zu denjenigen Ommatidienreihen, die in einem 60°-Winkel zu den z-Achsen von vorn-unten nach oben-hinten (in positiver Richtung) orientiert sind. Die x-Achsen weisen in positiver Richtung von hinten-unten nach vorn-oben und schliessen mit den y-Achsen ebenfalls einen 60°-Winkel ein. Die hier verwendete Lagebezeichnung bezieht sich auf Augen- und nicht auf Raumpositionen. Letztere werden bei Berücksichtigung der natürlichen Kopfstellung im Flug (aufgrund von Filmaufnahmen; PELZER, in Vorb.) mittels der sphärischen Koordinaten φ , ϑ und ζ dargestellt (s. Teil C).

Das Schwergewicht der vorliegenden Untersuchungen wurde in die dorsale Augenregion gelegt, weil hier strukturelle Anpassungen für die Analyse der E-Vektor-Richtung des linear polarisierten Lichtes erwartet werden können.

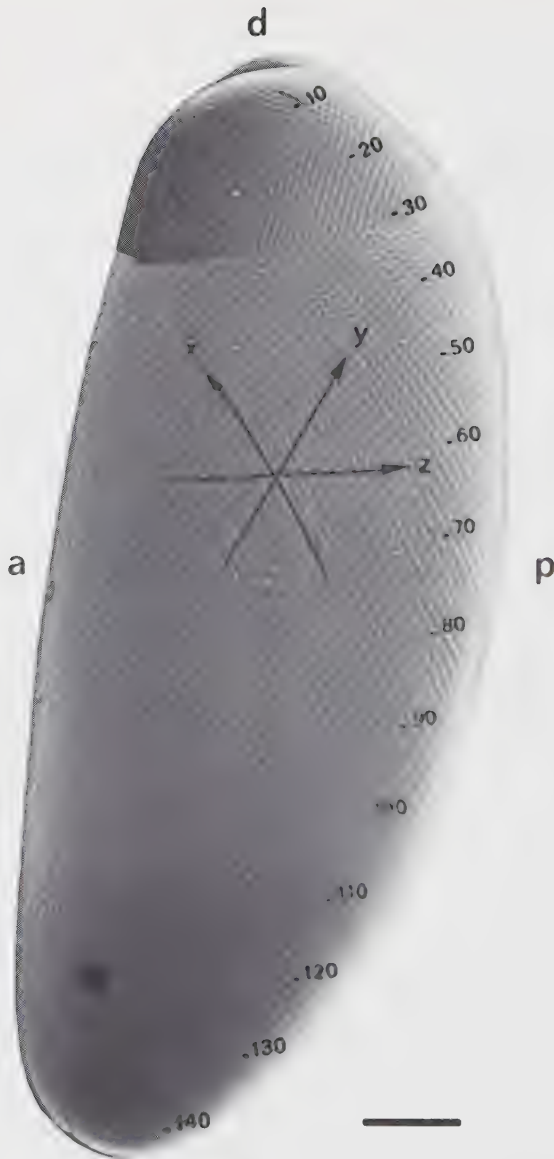


Abb. 5: Seitenansicht eines linken enthaarten Bienenauges mit der Darstellung des augenkonstanten x-y-z-Achsensystems. Raster-EM-Aufnahme. d: dorsal, a: anterior, v: ventral, p: posterior. Die z-Reihen sind von dorsal nach ventral in 10er-Intervallen numeriert. (Masseinheit: 200µm)

1. Ein spezialisierter Sehbereich am dorsalsten Augenrand

Innerhalb der ersten fünf bis sechs dorsalsten Ommatidienreihen treten folgende Struktureigentümlichkeiten auf:

1.1. Kürzester Ommatidienlängenbereich des ganzen Auges

In der dorsalsten Randzone liegen die kürzesten Ommatidien des ganzen Auges. Die Ommatidien in den ersten drei z-Reihen (vom dorsalen z-Achsen-Ursprungsort aus gezählt) besitzen eine mittlere Länge von 250-270µm im Vergleich zu ca. 360µm in der Augenmitte. Davon entfallen ca. 70µm auf die Länge des dioptrischen Apparates und 180-200µm auf die Retinulalänge. Die mittlere Corneadicke liegt bei 25µm und die Kristallkugellänge im Mittel bei 45µm. In der Augenmitte beträgt die mittlere Corneadicke 45-50µm und die mittlere Kristallkugellänge 50µm. Im weiteren haben Messungen in der vierten und fünften z-Reihe Mittelwerte von 305µm für die Ommatidienlänge und von 224µm für die Retinulalänge ergeben. Die Situation in dieser Randzone ist anhand eines LM-Längsschnittes dargestellt (Abb.6).

Weitere Vergleichswerte für die Retinulalängen in den anderen Bereichen entlang der Augenlängsachse sind in der Abbildung 47 (Teil B) zu finden.

1.2. Eine "graue Corneazone" am dorsalsten Augenrand

1.2.1. Charakterisierung

Die Cornea zeigt im Randbereich eine regionsspezifische, abgeplattete Oberfläche (Abb.6). Der Krümmungsradius beträgt in der dorsalsten Randzone ca. 162µm im Vergleich zu ca. 910µm in der Augenmitte (nach Abb.47, Teil B). Zudem weicht das Facettenmuster am Augenrand von der regelmässigen, hexagonalen Form ab. Damit korreliert ist die unregelmässige Ausrichtung der Ommatidienreihen vor allem im Bereich der drei Achsen-Ursprungsorte (X° , Y° und Z°), die je die erste x-, y- bzw. z-Achse bezeichnen (Abb.7).

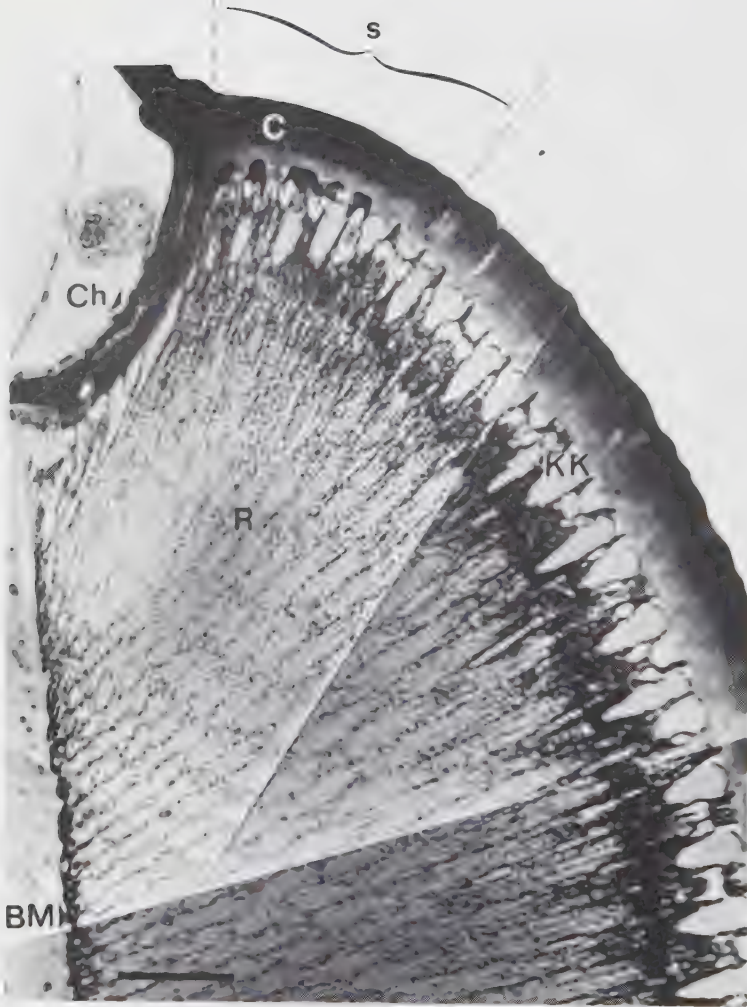


Abb. 6: LM-Längsschnitt durch den dorsalsten Augenrandbereich. Innerhalb der ersten fünf bis sechs Randreihen findet man einen spezialisierten Sehbereich (s), der die kürzesten Ommatidien umfasst. Die Cornea (C) zeigt regionsspezifisch eine glatte Oberfläche.

KK: Kristallkegel, R: Retina, BM: Basalmembran, Ch: Chitinblende.
(Masseinheit: 50 μm)



Abb. 7: Dorsalster Randbereich eines linken Auges. Raster-EM-Aufnahme. Am Augenrand weicht das Facettenmuster von der regelmässigen, hexagonalen Anordnung ab. Zudem sind die in Randnähe liegenden Ommatidienreihen unregelmässig ausgerichtet. Besonders deutlich lässt sich diese Struktureigentümlichkeit in der Umgebung der drei dorsalen Achsen-Ursprungsorte ($X^\circ, Y^\circ, Z^\circ$), welche die erste x-, y- bzw. z-Achse bezeichnen, beobachten. Die einzelnen Haare (H) an den Facettengrenzen weisen in die Richtung der optischen Achse der unmittelbar benachbarten Ommatidien (vgl. von FRISCH, 1965, S. 193). Masseinheit: 100µm.

Bei der Untersuchung der dorsalsten Randzone im Lichtmikroskop hat T.LABHART in unserer Arbeitsgruppe dort einen etwas heller erscheinenden Corneabezirk entdeckt. In dieser sog. "grauen Corneazone" lassen sich im Zentrum einer Facette runde, dunkel erscheinende Linsenbereiche erkennen, die von einem stark reflektierenden Hof umgeben sind (Abb.8). Dieser zentrale Linsenbereich hat bei einem mittleren Linsendurchmesser von $19\mu\text{m}$ (± 3.17 ; $n=20$) einen Durchmesser von $9\mu\text{m}$ (± 2.25). Der Randbereich einer Facette ist hier durch das Auftreten von hell aufleuchtenden Poren (Durchmesser $\leq 0.6\mu\text{m}$) charakterisiert (Abb.9). Eine ultrastrukturelle Analyse dieser Corneamodifikation wurde anhand von EM-Schnitten durchgeführt: Ein Längsschnitt durch ein Randommatidium zeigt den bekannten mehrschichtigen Corneaaufbau, wobei hier Schichten von hoher und niederer Elektronendichte aufeinander folgen. Diese Anordnung wird in den ersten 5-6 dorsalsten Randreihen von Porenkanälen durchsetzt, die in der Richtung der Ommatidienlängsachse angeordnet sind. Einzig der distalste Corneabereich (mit einer Ausdehnung von $2-3\mu\text{m}$ in der Längsrichtung) bleibt frei von Porenkanälen (Abb.10). Die feinstrukturellen Details dieser Region wurden z.T. auch von E.MEYER in unserer Arbeitsgruppe untersucht. Hier folgt eine Beschreibung anhand eigener Präparate. Dass es sich bei den Porenkanälen nicht um präparativ bedingte Artefakte handeln kann, zeigt die Situation in der Übergangszone zwischen der "grauen Cornearegion" und dem übrigen Corneabereich: Innerhalb der "grauen Zone" findet man die beschriebenen Porenkanäle, im unmittelbar daran angrenzenden, normal strukturierten Corneabereich dagegen nicht (Abb.11). Zusätzlich wird ein weiteres Strukturmerkmal sichtbar. Die Cornealinsen besitzen normalerweise eine deutlich konvexe Basisfläche, die an den distalen Kristallkegelbereich angrenzt. In der "grauen Zone" ist diese Corneabasis aber etwas abgeplattet, was zu einer Verkürzung in der Längsausdehnung um $2-4\mu\text{m}$ führt (Abb.11).

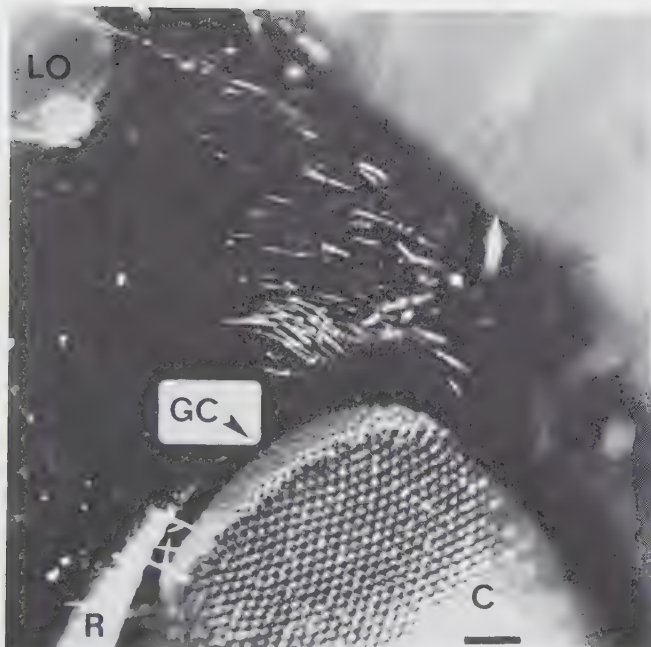


Abb. 8: Darstellung der "grauen Corneazone" (GC) am dorsalsten Rand eines linken Bienenauges. Zur besseren Unterscheidung der individuellen Cornealinsen wurde das Auge enthaart. Die Cornealinsen in dieser spezialisierten Region besitzen spezielle optische Eigenschaften (s. Text).

C: Cornea, LO: lateraler Ocellus, R: Reflex der Fotoleuchte. (Masseneinheit: 100 μm)

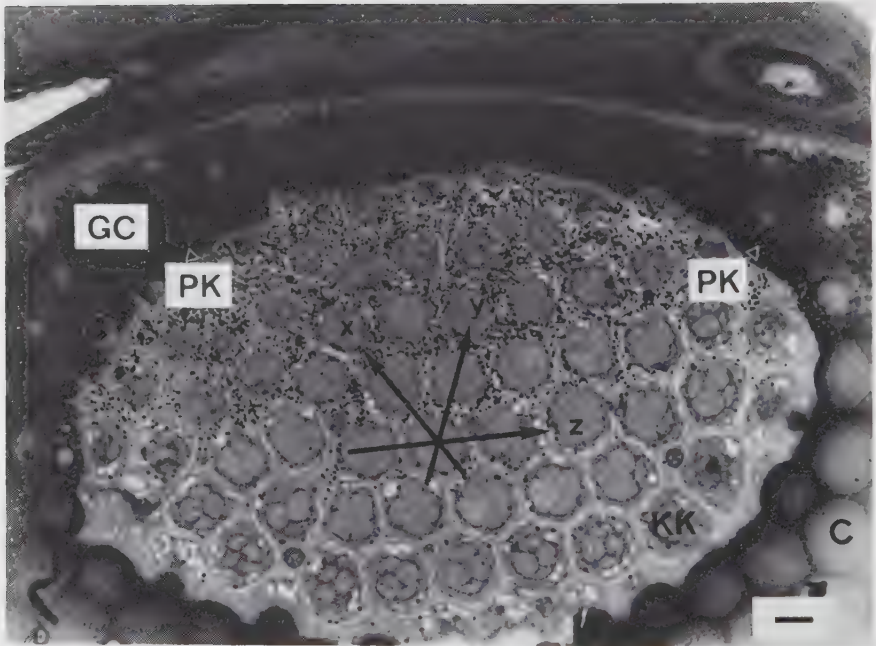


Abb. 9: LM-Tangentialschnitt durch den dorsalsten Rand eines linken Auges. Die Cornealinsen in der "grauen Corneazone" (GC) besitzen als charakteristisches Strukturmerkmal zahlreiche peripher liegende Porenkanäle (PK), die einen Durchmesser von annähernd $0,5\mu\text{m}$ aufweisen. Der vorliegende Tangentialschnitt stammt aus einer Serie von $1\mu\text{m}$ -Schnitten, die zur Rekonstruktion der Ausdehnung der "grauen Zone" verwendet wurde.
C: normal strukturierte Cornea, KK: Kristallkegel, z° : z-Achsenursprung (Masseinheit: $10\mu\text{m}$)

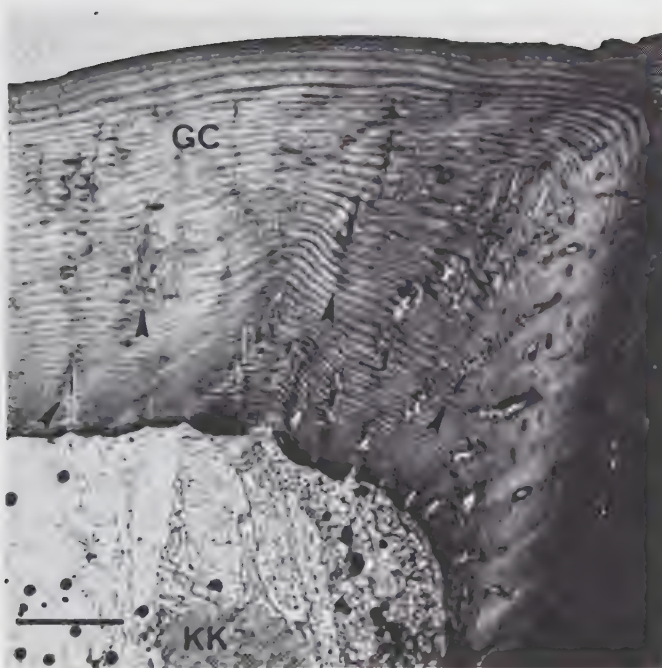


Abb.10: Längsschnitt durch eine randständige Corneallinse in der "grauen Corneazone" (GC). Die Cornea besteht aus Schichten von abwechselnd hoher und niedriger Elektronendichte. In der "grauen Corneazone" am dorsalsten Augenrand wird diese Schichtung von den zahlreichen Porenkanälen (einzelne davon sind mit einem Pfeil markiert) von distal nach proximal durchbrochen. Einzig der distalste Corneabereich ist über eine Längsausdehnung von 2-3 μ m frei von Porenkanälen. KK: Kristallkegel (spitze). (Masseinheit: 5 μ m)

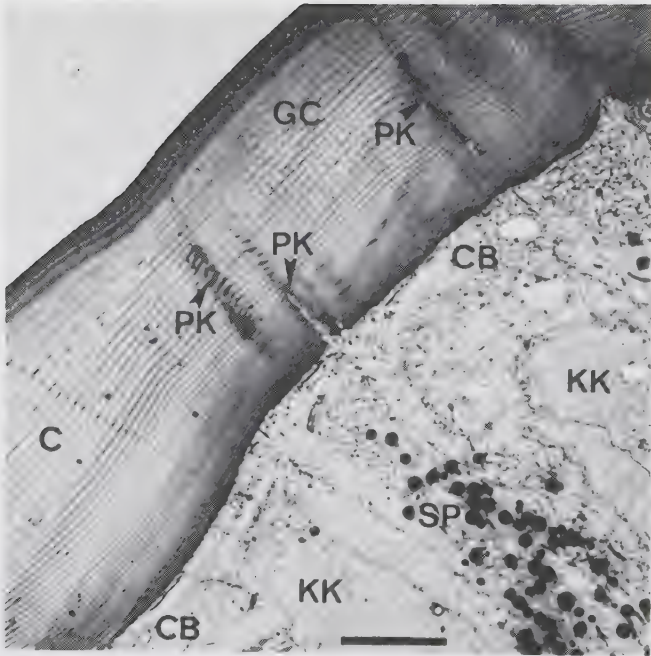


Abb.11: Der Übergangsbereich zwischen der "grauen Corneazone" (GC) und der normal strukturierten Cornea (C) befindet sich 4-6 Ommatidienreihen vom dorsalen Augenrand entfernt (vgl. Abb.13). In der "grauen Zone" ist die Corneabasis abgeflacht, in der übrigen Cornea konvex ausgebildet. Diese Abflachung bewirkt eine Verkürzung in der Längsausdehnung der Cornealinse um ca. 2-4µm. CB: Corneabasis, KK: Kristallkegel(spitze), PK: Porenkanäle, SP: Schirmpigment. (Masseinheit: 5µm)

In einer Detailvergrößerung kann man erkennen, dass diese Porenkanäle als Ausstülpungen der sekundären Pigmentzellen aufgefasst werden können. Das Vorkommen von Mikrotubuli (Abb.12), die sich an den verschiedenen Varianten des intrazellulären Partikel- und Organellentransportes beteiligen (vgl. BARDELE, 1973), weist auf einen bezüglich des Metabolismus dynamischen Zellbezirk hin.

Im weiteren ist die Verteilung der Pigmentgranula in den sekundären Pigmentzellen interessant. Neben der üblichen Anordnung dieser Schirmpigmente in der proximalen Kristallkegelzone findet man auch noch Pigmentgranula im Grenzbereich zwischen der Corneabasis und der distalen Kristallkegelregion. In Abb.13 sind alle diese randzonalen Pigmentgranula des untersuchten Längsschnittes lagegetreu eingezeichnet worden.

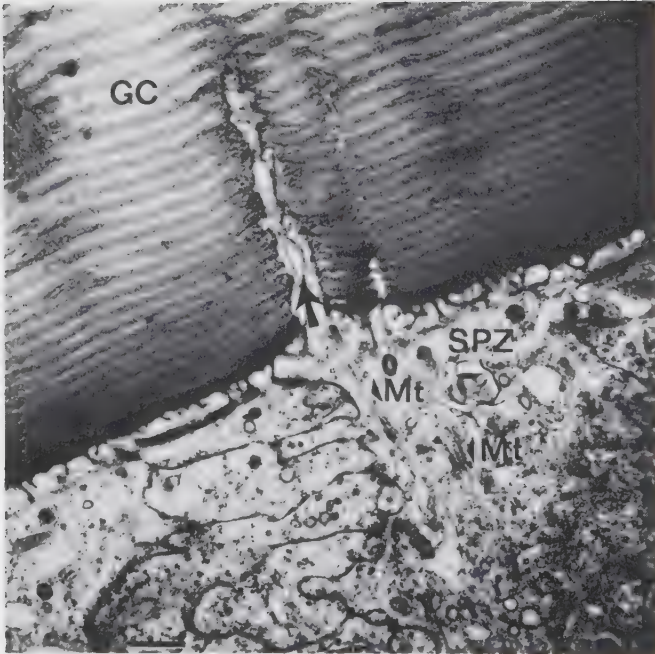


Abb.12: Corneabasis in der spezialisierten, dorsalsten Randregion. Diese Detailvergrößerung von Abb.11 zeigt, dass ein Porenkanal als Vorstülpung (mit Pfeil markiert) einer sekundären Pigmentzelle (SPZ) aufgefasst werden kann. GC: "grauer Corneabereich", Mt: Mikrotubuli. (Masseinheit: 1µm)

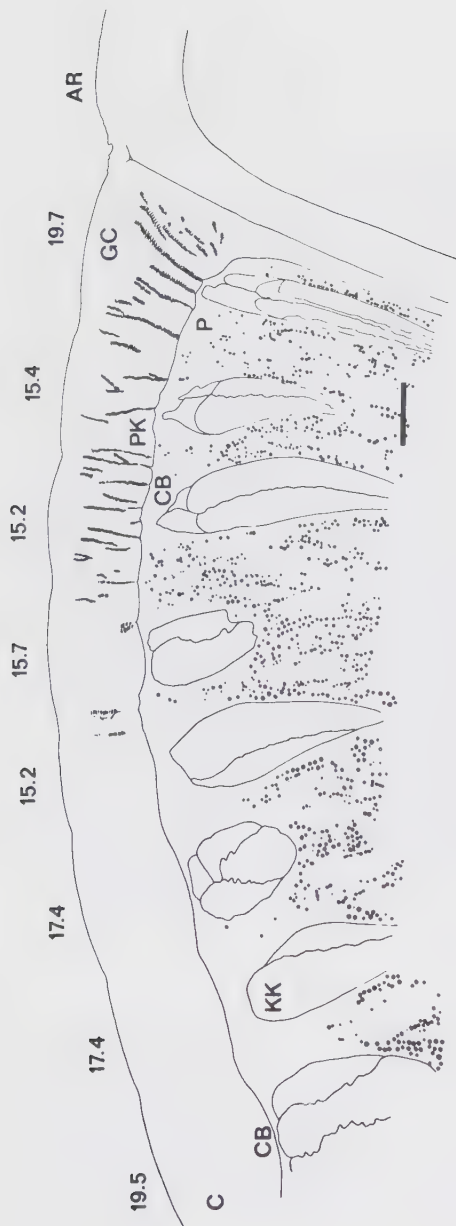


Abb.13: Längsschnitt durch den spezialisierten, dorsalsten Augenrandbereich. Zahlreiche Porenkanäle (PK) und eine etwas stärker abgeflachte Corneabasis (CB) sind charakteristische Strukturmerkmale in der "grauen Corneazone", die die ersten vier bis sechs Randreihen umfasst. Beachtenswert ist auch die im vorliegenden dunkeladaptierten Zustand bis annähernd an die Corneabasis reichende Verteilung der Pigmentgranula (P) in der "grauen Zone". Die Zahlen über der Cornea (C bzw. GC) geben die Längsausdehnung der Cornealinsen in μm an. Der Schnitt liegt aber nicht exakt median zu den Ommatidien, sondern unterschiedlich paramedian in benachbarten Ommatidien. AR: dorsalster Augenrand, KK: Kristallkegel. Die Porenkanäle (PK) sind halbschematisch, alle übrigen Strukturen dagegen originalgetreu und positionsrichtig ab EM-Vorlage kopiert worden.
(Masseinheit: 10 μm)

1.2.2. Bestimmung der Ausdehnung der "grauen Corneazone"

Die Untersuchung der Corneaoberfläche unter der Stereolupe hat gezeigt, dass die "graue Zone" ungefähr zwischen dem x- und dem y-Achsen-Ursprungsort (X°, Y°) liegt. Die exakte Abgrenzung dieser Region erfolgte mit Hilfe von LM-Tangentialschnitten durch den dorsalsten Augenrand. Als zur "grauen Corneazone" zugehörig sind allein diejenigen Cornealinsen betrachtet worden, die als eindeutiges Erkennungsmerkmal Porenkanäle besitzen. In einer Pilotstudie, die an einem rechten Auge durchgeführt wurde, untersuchte ich die Abgrenzung dieser "grauen Zone" gegenüber dem y-Achsen-Ursprungsort (Y°). Nach dem vorliegenden Befund gehören die erste und die zweite y-Reihe vollständig, die nächstfolgenden y-Reihen jedoch nur teilweise, d.h. mit einem dorsalen Randabschnitt, zu dieser spezialisierten Zone (Abb.14). Die vollständige Ausdehnung der "grauen Zone" wurde anhand eines linken Auges bestimmt. Nach dem normalen Fixationsverfahren und der Einbettung des Kopfes in Epoxharz wurde das Auge wieder aus dem Harzblock herauspräpariert und dabei enthaart. Danach konnte die dorsale Randregion im Raster-EM fotografiert und die erhaltene Abbildung als Vorlage für die Eintragung derjenigen Cornealinsen verwendet werden, die Porenkanäle aufweisen. Die Rekonstruktion der "grauen Zone" erfolgte anhand einer lückenlosen $1\mu\text{m}$ -Tangentialschnittserie durch den dorsalsten Augenrandbereich. In je $5\mu\text{m}$ -Abständen wurden die Semidünnschnitte unter dem Lichtmikroskop fotografiert und anschliessend die erhaltenen Fotopläne ausgewertet. Dabei konnte der Befund aus dem rechten Auge, in dem die "graue Zone" im Bereich des y-Achsenursprungs (Y°) abgegrenzt worden war, bestätigt werden. Die Abgrenzung im Bereich des x-Achsenursprungs (X°) ist in Abb.15 dargestellt. Die erste x-Reihe gehört bis auf ein einziges Ommatidium, das in ventralster Position liegt, vollständig zur "grauen Zone". Die an die erste Reihe anschliessenden x-Reihen sind hier nur teilweise und wiederum mit ihrem dorsalen Randabschnitt in die Region einbezogen.



Abb.14: Abgrenzung der "grauen Corneazone" (GC) in der näheren Umgebung des y-Achsen-Ursprungs (Y°) in einem rechten Auge. LM-Tangential-schnitt. Der y-Achsenursprung liegt innerhalb der "grauen Zone", die am anterioren Augenrand mit dem vollständigen Einbezug der ersten und der zweiten y-Reihe beginnt. Die nächstfolgenden y-Reihen tragen nur mit einem dorsalen Randabschnitt zur "grauen Zone" bei. Die ersten acht y-Reihen sind durch kurze, breite Pfeile markiert und nummeriert. Die vier Ommatidien, die zur ersten y-Reihe (Y°) gehören, sind durch längliche Pfeile bezeichnet. PK: Porenkanäle, H: Haar, a: anterior. (Masseinheit: 10µm)

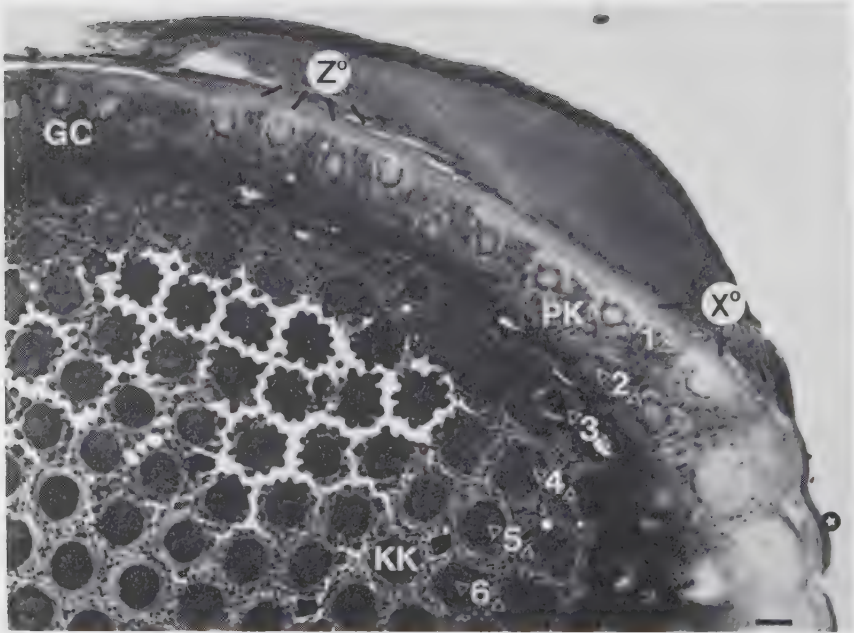


Abb.15: Abgrenzung der "grauen Zone" im Bereich des x-Achsen-Ursprungs-ortes (X°). LM-Tangentialschnitt durch den dorsalsten Rand eines linken Auges. Alle Ommatidien der ersten x-Reihe (X°), bis auf eines (mit Stern markiert), das am weitesten vom benachbarten z-Achsenursprung (Z°) entfernt liegt, gehören zur "grauen Zone". Die Nicht-Zugehörigkeit des markierten und in dieser Abb. angeschnittenen Ommatidiums zu der spezialisierten Corneazone folgt aus dem Vergleich verschieden tief getroffener Schnitte der gleichen Serie. Die Ommatidien in den nächstfolgenden x-Reihen gehören nur in einem dorsalen Randabschnitt zur "grauen Zone". Diese läuft innerhalb der ersten x-Reihe (X°) in ventraler Richtung keilförmig aus. PK: Porenkanäle, KK: Kristallkegel, GC: "graue Corneazone". Die ersten 6 x-Reihen sind nummeriert. Die Schnittebene liegt tiefer als diejenige in Abb.14. (Masseinheit: 10 μ m)

Die vollständige Karte der "grauen Corneazone" umfasst im untersuchten linken Auge 129 Ommatidien. In der Nähe des z-Achsenursprungs ist diese Zone maximal 5-6 Randreihen breit. Beim x-Achsenursprung läuft sie in der ersten x-Reihe (X°) keilförmig zum Rand hin aus. Beim y-Achsenursprung (Y°) dagegen ist die Zone 3-4 y-Reihen breit und endet in ventraler Richtung wiederum keilförmig ausserhalb der ersten und der zweiten y-Achse (Abb.16).

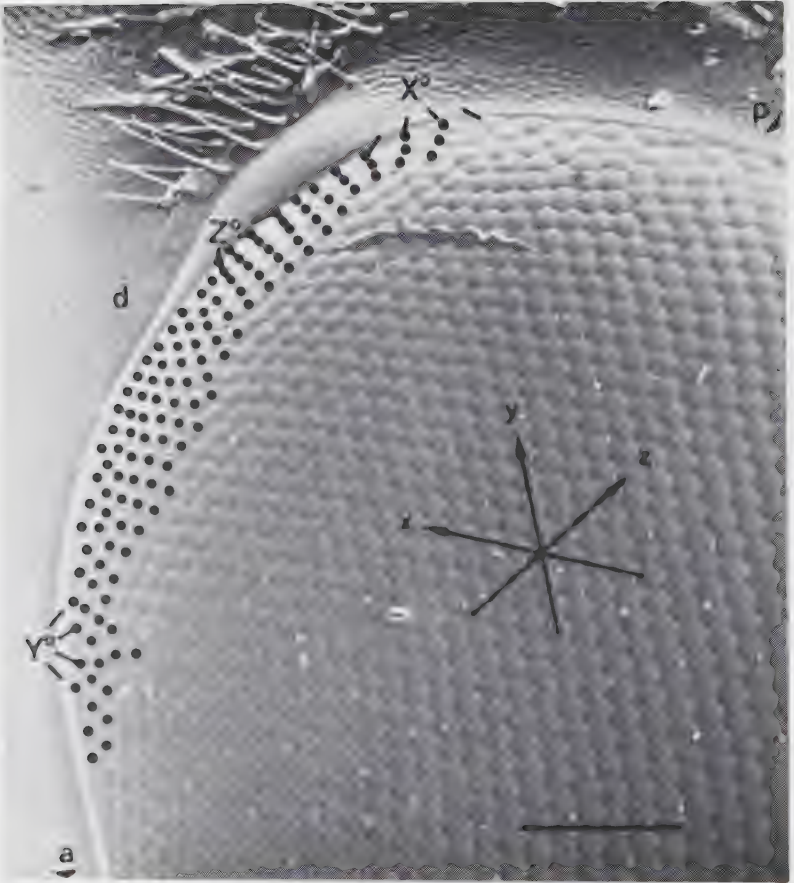


Abb.16: Karte der "grauen Corneazone" in einem linken Auge. Die Rekonstruktion wurde im LM anhand einer lückenlosen 1µm-Tangentialschnittserie durch den dorsalsten Augenrand ausgeführt. Mit schwarzen Punkten sind diejenigen Corneallinsen bezeichnet, die Porenkanäle besitzen. Die Anzahl der Ommatidien innerhalb der "grauen Zone" in diesem untersuchten Auge beträgt 129.

d: dorsal, a: anterior, p: posterior. (Masseinheit: 100µm)

1.3. 9er-Retinulae

Nach ersten Untersuchungen von SCHINZ (1975) sind die Retinulae am dorsalsten Augenrand über die ganze Distanz von der distalsten Rhabdomspitze bis zur Basalmembran aus neun langen Sehzellen aufgebaut. Das Vorhandensein von neun Rhabdomeren führt zu einer asymmetrischen Rhabdomgeometrie mit mehr als zwei Mikrovilli-Richtungen (Abb.17; vgl. GEIGER, 1976). Diese Asymmetrie erschwert einen direkten Vergleich mit der Rhabdomgeometrie in der 8er-Region, die aus Retinulae mit acht langen und einer kurzen, basalen Sehzelle aufgebaut wird. Die 8er-Retinulae besitzen Rhabdome mit zwei orthogonal zueinander angeordneten Mikrovilli-Populationen.

Der spezialisierte Aufbau der 9er-Retinulae führt zu folgender Fragestellung:

[a] Gibt es morphologische Hinweise für eine Identifizierung der UV-Rezeptoren in den 9er-Retinulae? Damit wäre ein Vergleich der Anordnung dieses Rezeptortyps in beiden Retinula-Populationen möglich. Zudem könnten die Sehzellen in der 9er-Retinula analog zu denjenigen in der 8er-Retinula numeriert werden.

[b] Wie sind die UV-Rezeptoren in dieser spezialisierten 9er-Region angeordnet?

[c] Wie viele Ommatidien gehören zu dieser Region?

[d] Inwiefern stimmt diese Gruppe von 9er-Retinulae lagemässig mit der "grauen Corneazone" überein?

Diesen Fragen möchte ich mich im folgenden zuwenden.

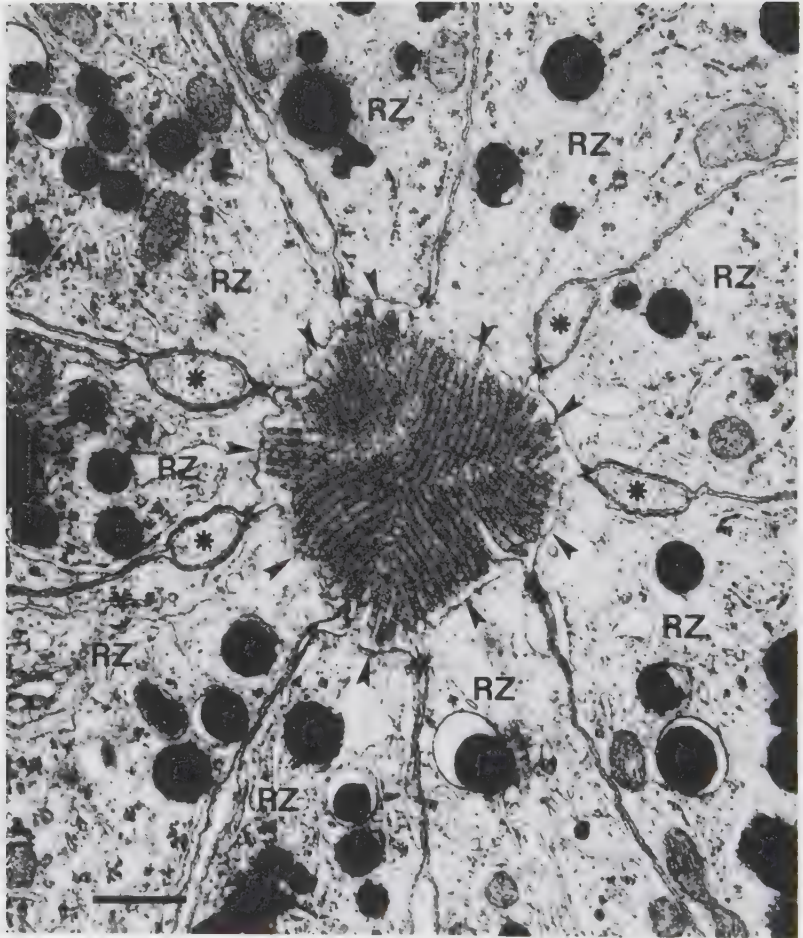


Abb.17: EM-Querschnitt durch eine spezialisierte 9er-Retinula aus der am dorsalsten Augenrand gelegenen 9er-Region. Bereits in der distalen Pigmentzone sind neun Retinulazellen (RZ) am Aufbau der Retinula beteiligt. Das Rhabdom wird von neun Rhabdomeren (durch Pfeile markiert) mit verschieden grossen Flächenanteilen gebildet. Die Lagepositionen der Kristallkegelfortsätze (mit * bezeichnet) sind innerhalb der einzelnen Retinulae dieses 9er-Typs nicht einheitlich. Schnitttiefe: 5-10µm proximal der distalen Rhabdomspitze. (Masseinheit: 1µm)

1.3.1. Identifikation der UV-Rezeptoren in der 9er-Retinula

Zwei Mikrovilli-Populationen mit unterschiedlichem Durchmesser

Bei der Analyse der Rhabdomgeometrie in der 9er- und in der 8er-Region kann man in den meisten EM-Fixationsserien zwei morphologisch unterscheidbare Mikrovilli-Populationen innerhalb eines Rhabdoms beobachten. Messungen haben gezeigt, dass die eine Gruppe um bis zu 47% kleinere Mikrovilli-Durchmessern aufweist als die andere:

Bestimmung der Mikrovilli-Durchmesser in der dorsalen 8er- sowie der 9er-Region

Zell-Nr. in Abb.18	Mikrovilli-Durchmesser in μm [$\bar{x} \pm \text{S.A.}$]	
	dorsale 8er-Region	dorsalste 9er-Region
1,5 ¹⁾ bzw. a,b,c ²⁾	0.0430 $\pm$ 0.005; n=51	0.0431 $\pm$ 0.003; n=48
übrige	0.0817 $\pm$ 0.009; n=60	0.0796 $\pm$ 0.010; n=45

¹⁾ in der 8er-Retinula.

²⁾ in der 9er-Retinula.

Anhand eines Tangentialschnittes durch den dorsalen Augenrand, in dem 9er- und 8er-Rhabdomformen vorhanden sind, lässt sich diese Struktureigentümlichkeit unmittelbar in beiden Retinulatypes vergleichen (Abb.18): Zwei Rhabdomere im 8er-Rhabdom zeigen einen kleineren Mikrovilli-Durchmesser als die anderen sechs. In Rekonstruktionen des 8er-Ommatidienbaus lässt sich beobachten, dass die Kerne dieser beiden Zellen den distalsten Kernhorizont belegen. Im Querschnitt durch ein 9er-Rhabdom sind drei Rhabdomere mit kleineren Mikrovilli-Durchmessern zu erkennen. Zwei davon besitzen die gleiche Mikrovilli-Richtung, während das dritte diese senkrecht dazu angeordnet hat. Die drei Rhabdomere sind zudem durch grössere Rhabdomerflächen von den anderen sechs Rhabdomeren unterschieden (vgl. Tab. 8; Teil D).

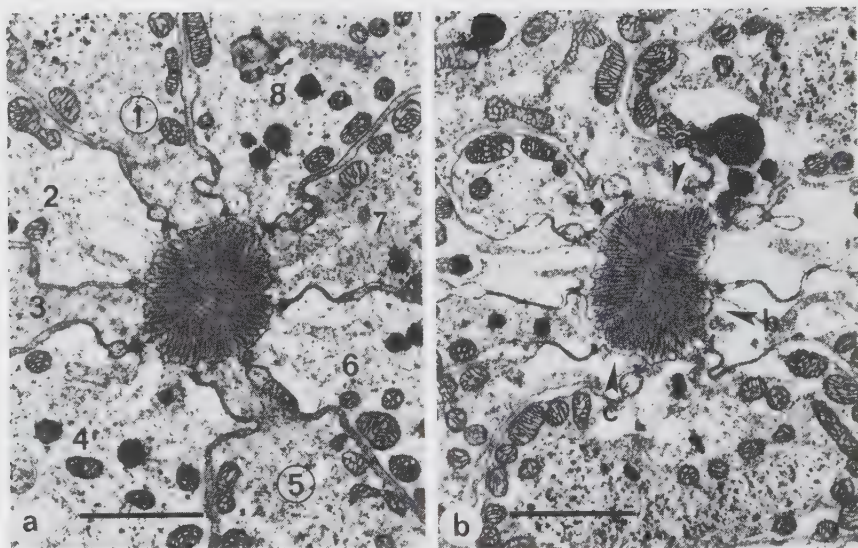


Abb.18: Vergleich der distalen Rhabdomgeometrie in der dorsalen 8er-Region [a] und in der spezialisierten 9er-Region [b]. In beiden Rhabdomformen, die aus dem gleichen Auge stammen, können in dieser EM-Fixationsserie je zwei Mikrovilli-Populationen mit unterschiedlichen Durchmessern beobachtet werden. Im 8er-Rhabdom besitzen die beiden langen UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 einen relativ kleineren Mikrovillidurchmesser als die übrigen Retinulazellen. Im 9er-Rhabdom sind drei Rhabdomere mit kleinerem Mikrovillidurchmesser erkennbar. Wenn die UV-Rezeptoren Rhabdomere mit kleinerem Mikrovillidurchmesser aufweisen, so wären aufgrund dieses Strukturmerkmals im 9er-Rhabdom drei potentielle UV-Rezeptoren [a,b und c] vorhanden.

(Masseinheit: 2µm)

Aufgrund dieser Analogie zwischen den unterscheidbaren Mikrovilli-Populationen in den beiden Regionen ergibt sich ein erster Hinweis, dass die drei beschriebenen Rhabdomere in der 9er-Retinula als potentielle UV-Rezeptoren betrachtet werden können.

Analyse der Kernhorizonte in der 9er-Retinula

Die beiden langen UV-Zellen (Typ I-Zellen) belegen mit ihren Kernen den distalsten Kernhorizont. Welche Sehzellen in der 9er-Retinula lassen sich analog dazu als Typ I-Zellen bezeichnen?

Um diese Frage abzuklären, wurde eine Rekonstruktion des Retinulabaus von 9er-Ommatidien durchgeführt. Die anschliessende Analyse der Kernhorizonte hat ergeben, dass die Kerne der drei Rezeptorzellen mit den grössten Rhabdomerflächen die distalste Kernzone in einer Tiefe von $53\mu\text{m}$ (± 11.38 ; s. Tab.7) proximal der distalen Rhabdomspitze bilden. Diese drei Sehzellen bezeichne ich analog zur Situation in der 8er-Region ebenfalls als Typ I-Zellen. In Übereinstimmung des Befundes aus dieser Untersuchung mit demjenigen aus der Mikrovilli-Analyse interpretiere ich sie als UV-Zellen.

Weiter proximal folgen in $77\mu\text{m}$ (± 8.13) Distanz von der Rhabdomspitze die Kerne der vier Retinulazellen mit den relativ kleinsten Rhabdomeren (vgl. Abb.18b). Diese werden als Typ II-Zellen bezeichnet. Unmittelbar an den Kernhorizont dieser vier Zellen schliessen sich die Kerne von zwei Rezeptorzellen an, die nicht an die beiden Typ I-Zellen mit paralleler Mikrovilli-Richtung angrenzen. Dagegen liegt eine dieser beiden Typ III-Zellen benachbart zur dritten Typ I-Zelle, deren Mikrovilli senkrecht zu denjenigen der beiden anderen Zellen vom Typ I angeordnet sind. Diese dritte Kernzone befindet sich $87\mu\text{m}$ (± 6.89) proximal der Rhabdomspitze. Die unterschiedlichen Abstände der drei Kernhorizonte von der Rhabdomspitze sind gemäss t-Test signifikant. Die vorliegende Rekonstruktion der Kernhorizonte in der 9er-Region ist an einem 9er-Ommatidium in der vierten z-Reihe eines rechten Auges exemplarisch dargestellt (Abb.19). Der distalste Kernhorizont der UV-Zellen (Typ I-Zellen) ist in Abb.20 zu sehen.

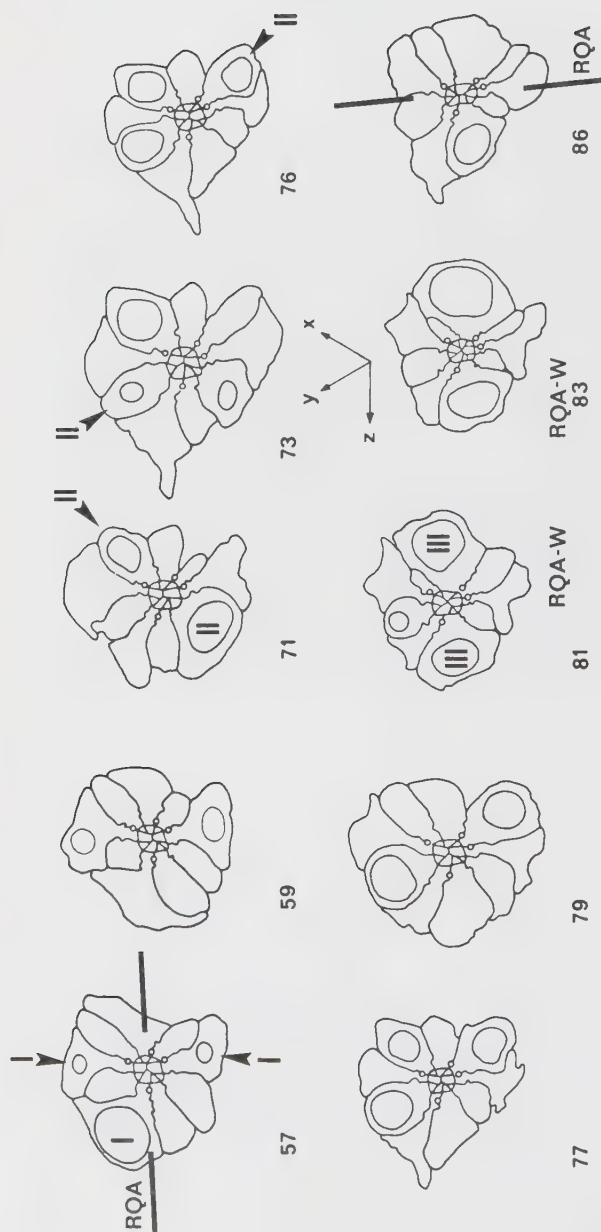


Abb.19: Rekonstruktion der Kernregion eines in der vierten z-Reihe gelegenen 9er-Ommatidiums in einem rechten Bienenauge. Die Kerne der drei UV-Zellen liegen in 40-60µm Schnitttiefe. Diese Typ I-Zellen bilden den am distalsten gelegenen Kernhorizont. In proximaler Richtung folgen die Kerne der vier Typ II-Zellen im mittleren Kernhorizont. In den meisten Ommatidien liegt einer dieser Typ II-Kerne weiter proximal als die anderen drei und kann deshalb oft noch im distalsten Bereich des Kernhorizontes der beiden Typ III-Zellen angetroffen werden. Die Typ II-Zellen besitzen die kleinsten Rhabdomerflächen im Rhabdom. Die proximalste, dritte Kernzone befindet sich in einer Schnitttiefe von 80-90µm proximal der Rhabdomspitze. Die Ziffern geben die mittlere Distanz zur Rhabdomspitze gemäss Schnittprotokoll an. Beachtenswert ist der Wechsel (RQA-W) in der Anordnung der Rhabdomquerachse (RQA) in einer Schnitttiefe von 81-83µm.

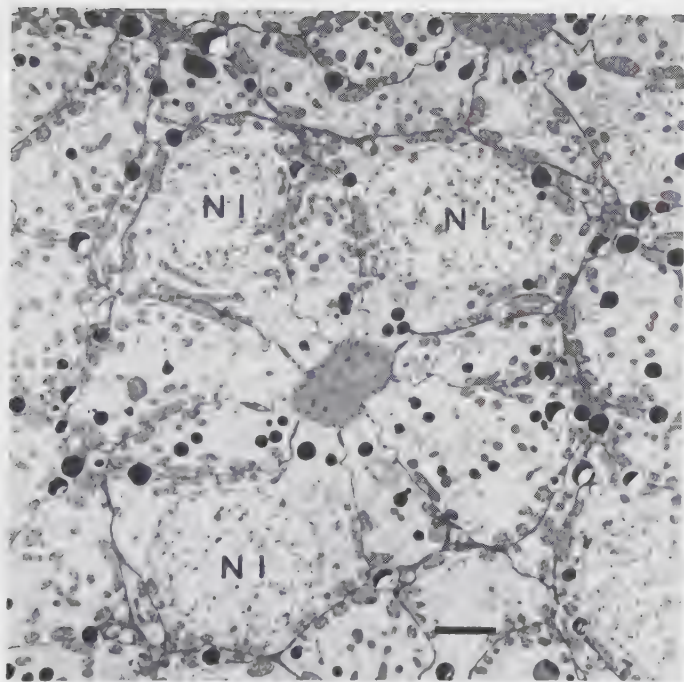


Abb.20: In 53 μ m mittlerer Distanz von der Rhabdomspitze befindet sich der distalste Kernhorizont mit den Kernen (N) der drei UV-Rezeptoren (Typ I-Zellen) in der spezialisierten 9er-Retinula. (Masseinheit: 2 μ m)

1.3.2. Numerierung der Retinulazellen in der 9er-Retinula

Die angewendete Numerierung der Retinulazellen in der 9er-Region basiert auf der Anordnung der Rhabdomere der UV-Zellen im Rhabdom. Sie ist sinngemäss der Numerierung der Retinulazellen in der 8er-Region abgeleitet worden. Ein ähnliches Numerierungssystem hat E.GEIGER in unserer Arbeitsgruppe vorgeschlagen (GEIGER,1976).

Analysiert man die Rhabdomgeometrie in der spezialisierten 9er-Region, so gelangt man zur Beobachtung, dass die Rhabdomere der drei UV-Rezeptoren mit der Belegung von drei beachtlichen Mikrovilli-Feldern im Rhabdom ein charakteristisches Segmentmuster bilden. Die beiden UV-Rhabdomere, deren Mikrovilli parallel zueinander angeordnet sind, teilen das Rhabdom in zwei ungleiche Kompartimente auf. Im einen Restfeld befinden sich noch vier Rhabdomere, darunter dasjenige der dritten UV-Zelle, und im anderen Rhabdombereich sind nur noch drei Rhabdomere vorhanden. Analog zur Rhabdomgeometrie in der 8er-Region kann man auch hier zwei spiegelbildliche Rhabdomtypen erkennen. Die gewählte Numerierung sei anhand der Abb.21 eingeführt, in der diese beiden Grundtypen dargestellt sind: Mit der Ziffer 1 wird diejenige der beiden UV-Zellen, deren Mikrovilli parallel zueinander ausgerichtet sind, bezeichnet, die näher beim dorsalen z-Achsenursprung liegt. Die andere UV-Zelle mit der gleichen Mikrovilli-Richtung erhält die Ziffer 5. Damit ist die Numerierungsrichtung festgelegt. Die drei dazwischen liegenden Rhabdomere im kleineren Rhabdomsegment werden mit den Ziffern 2, 3 und 4 belegt. Nach dem UV-Rhabdomer Nr.5 folgt ein Rhabdomer mit kleinerem Rhabdomanteil, das mit der Ziffer 6 bezeichnet wird. Im gleichen Uhrzeigersinn fortfahrend, gelangt man zum Rhabdomer der dritten UV-Zelle, das analog zur Numerierung des dritten UV-Zellrhabdomers in der 8er-Region die Ziffer 9 zugeteilt bekommt. Schliesslich bleiben noch zwei Rhabdomere übrig, die fortlaufend mit den Ziffern 7 und 8 bezeichnet werden.

Die beiden bilateral symmetrischen Rhabdomtypen bezeichne ich als 1-sX- oder 1-sY-Typ, je nach der annähernden Übereinstimmung der Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 mit den x- bzw. der y-Achsenreihen. Mit dem Buchstaben s bei der Typenbezeichnung wird die spezialisierte 9er-Region abgegrenzt. Aus Symmetriegründen lassen sich noch zwei weitere Lagevarianten beschreiben: Diese sind je durch eine 180°-Rotation in der Bildebene in den entsprechenden Grundtyp rückführbar. Ich bezeichne sie als 5-sX- und 5-sY-Typ.

Bei diesen vier Rhabdomtypen in der 9er-Region wird die Numerierung so durchgeführt, dass zuerst mit der Identifizierung der drei UV-Zellen aufgrund ihrer grössten Rhabdomanteile begonnen wird und anschliessend diejenige der beiden Zellen mit parallel zueinander ausgerichteter Mikrovilli-Anordnung die Ziffer 1 erhält, die durch zwei Rhabdomere von der dritten UV-Zelle getrennt ist. Anschliessend erfolgt die Zuordnung der Typenbezeichnung sX oder sY nach dem Kriterium der annähernden Übereinstimmung der Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 mit den x- bzw. y-Achsenreihen.

Die Numerierung der vier Rhabdomtypen in der spezialisierten 9er-Region ist in Abb.22 schematisch dargestellt.

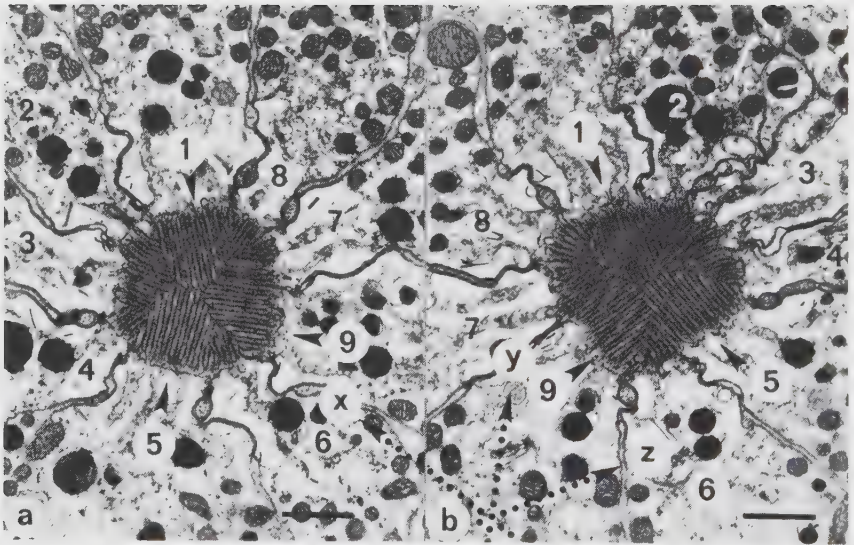
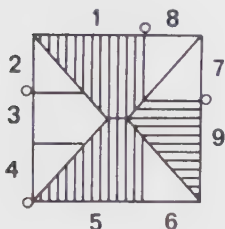


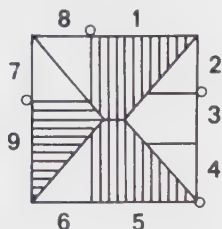
Abb.21: Numerierung der Retinulazellen in der spezialisierten 9er-Region. In [a] ist ein 1-s_X- und in [b] ein 1-s_Y-Rhabdomtyp dargestellt. Ausser diesen beiden Grundtypen gibt es aus Symmetriegründen noch zwei um 180° gedrehte Lagevarianten (vgl.Abb.22). Die drei potentiellen UV-Zellen in jedem Rhabdomtyp besitzen im Querschnitt grössere Rhabdomerflächen als die anderen sechs Rhabdomere und tragen die Ziffern 1, 5 und 9. Die Numerierung erfolgte sinngemäss zur Numerierung der Retinulazellen in der 8er-Region (vgl.Abb.22). Die Bezeichnung der Rhabdomtypen erfolgt in annähernder Übereinstimmung der Mikrovillirichtung der "UV-Zellen" Nr. 1 und 5 mit der x- bzw. der y-Achsenreihe. Die Pfeile bezeichnen die Mikrovillirichtung der "UV-Zellen". Linkes Auge. (Masseinheit: 1 µm)

Spezialisierte 9er-Region:

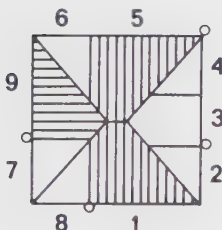
1-sX-Typ:



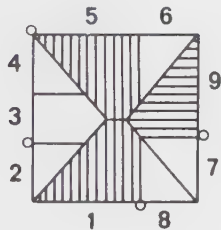
1-sY-Typ:



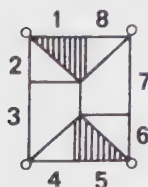
5-sX-Typ:



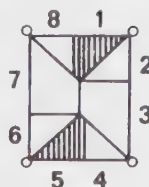
5-sY-Typ:



Dorsale 8er-Region:



X-Typ



Y-Typ



Abb.22: Schematische Darstellung der Rhabdomtypen und Numerierung der Retinulazellen in der 9er-Region analog zu derjenigen in der 8er-Region. Linkes Bienenauge bezüglich des x-y-z-Achsensystems. Die Numerierung in einer Retinula des rechten Auges erfolgt spiegelbildlich dazu. Das gilt auch für die Bezeichnung der vier Rhabdomtypen im rechten Auge. Die UV-Zellen in der 9er-Region und diejenigen in der dorsalen 8er-Region sind schraffiert dargestellt. Alle Lagebeziehungen bezüglich des x-y-z-Systems gelten für die Situation an der distalen Rhabdomspitze.

1.3.3. Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom

Die asymmetrische Anordnung der neun Rhabdomere im 9er-Rhabdom bedingt eine Abweichung von der bekannten Rhabdomgeometrie in der 8er-Region mit nur zwei orthogonal ausgerichteten Mikrovilli-Populationen: In der 9er-Region treten Mikrovilli in mehr als zwei Vorzugsrichtungen auf. Um die Richtungspräferenzen in den entsprechend nummerierten Retinulazellen feststellen zu können, habe ich die Mikrovilli-Richtungen in 26 9er-Retinulae eines linken Auges in 10-20µm Schnittiefe proximal der Rhabdomspitze ausgemessen und anhand der Kreisverteilungs-Statistik (nach BATSCHELET, 1965, S.9) ausgewertet. Die Signifikanz-Prüfung mit dem RAYLEIGH-Test (BATSCHELET, 1965, S.28) ergibt eine gesichert unimodale Verteilung der Mikrovilli-Richtungen in den entsprechend nummerierten Retinulazellen (s.Tab.6): Wenn die Mikrovilli-Richtung in den UV-Zellen Nr.1 je auf 0° normiert wird, liegt diejenige in den UV-Zellen Nr.5 annähernd parallel dazu ($177^\circ \pm 12.94^\circ$; Richtungskomponente φ des mittleren Vektors $\vec{r}$ und mittlere Winkelabweichung s). Die Messungen der Mikrovilli-Richtungen in der dritten UV-Zelle Nr.9 ergeben eine mittlere Vorzugsrichtung von $266^\circ \pm 9.54^\circ$, diejenigen in den Sehzellen Nr.3 eine solche von $91^\circ \pm 12.38^\circ$ und diejenigen von Nr.7 entsprechend $273^\circ \pm 11.97^\circ$. Die Mikrovilli-Richtungen dieser Zellen sind annähernd senkrecht zu denjenigen in den beiden UV-Zellen Nr.1 und 5 angeordnet. Von dieser orthogonalen Ausrichtung weichen die Mikrovilli der Zellen Nr.4 im Mittel um $28^\circ \pm 22.56^\circ$ gegenüber der horizontalen Achse (repräsentiert durch die Mikrovilli-Richtung der UV-Zelle Nr.9), die Zellen Nr.2 um $23^\circ \pm 18.45^\circ$ bezüglich dieser Achse, die Zellen Nr.6 um $24^\circ \pm 18.93^\circ$ gegenüber der vertikalen Achse (entsprechend der Mikrovilli-Richtungen der UV-Zellen Nr.1 und 5) und die Zellen Nr.8 um $11^\circ \pm 14.95^\circ$ ebenfalls bezüglich der vertikalen Achse ab. In Abb.23 sind diese Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom durch die Richtungskomponente φ der entsprechenden mittleren Vektoren $\vec{r}$ und die mittlere Winkelabweichung s als Sektorbreite dieses Vektors, sowie dessen Streuung als Länge r gemäss Tab.6 dargestellt.

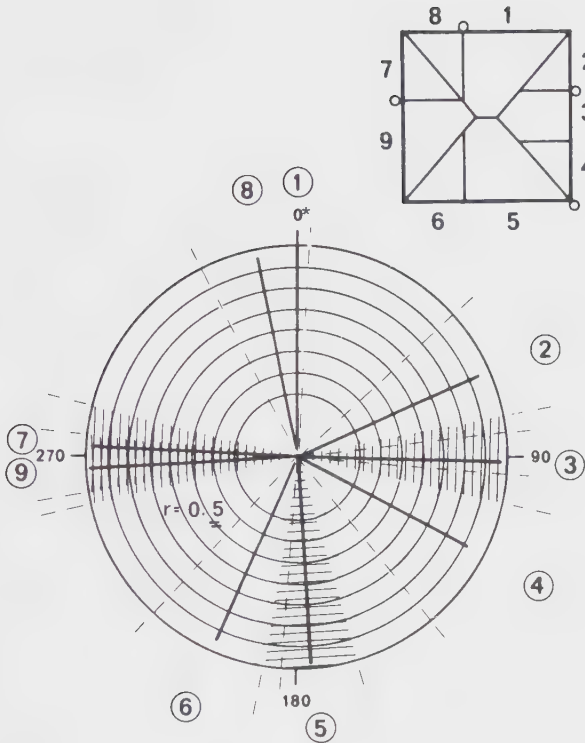


Abb.23: Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom in 10-20µm Schnittiefe proximal der Rhabdomspitze. Die Mikrovilli-Richtungen der Retinulazellen Nr.1 in den 26 untersuchten 9er-Retinalae eines linken Auges sind je auf 0° normiert worden (in der Abb. mit 0* bezeichnet) und die Längen der mittleren Vektoren $\bar{r}$ mit $r = 1.0$ dargestellt worden. Die Länge r der mittleren Vektoren $\bar{r}$ für die Mikrovilli-Richtungen in den Zellen Nr.2-9 sind nach Tab.6 eingetragen. Die konzentrischen Kreise markieren $r = 0.3$ bis $r = 1.0$. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde die mittlere Winkelabweichung s (in Grad) für die Zellen Nr.3,5,7 und 9 schraffiert und für die Zellen Nr.2,4,6 und 8 in gestrichelten Sektorengrenzen angegeben (vgl. Tab.6). Das Schema der Rhabdomgeometrie und die Numerierung in der 9er-Retinula ist anhand eines 1-sY-Rhabdomtyps für ein linkes Auge rechts oberhalb der Kreisverteilungs-Figur exemplarisch dargestellt.

Die annähernd orthogonal angeordneten Mikrovilli-Richtungen der Sehzellen Nr.3, 5, 7 und 9 zeigen kleinere Beträge der mittleren Winkelabweichung s als diejenigen der Sehzellen Nr.2, 4, 6 und 8 (vgl. Tab.6).

1.3.4. Untersuchung der Rhabdomdrehung in der 9er-Retinula

Die Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom wurden ebenfalls in verschiedenen Schnitttiefen analysiert und die Winkelabweichungen bezüglich der z-Achsen protokolliert, um die Rhabdomdrehung untersuchen zu können. Die erhaltenen Messdaten in der Brennebene ($0\mu\text{m}$ Schnitttiefe) sind auf 0° normiert und die Mittelwerte der relativen Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom in Abhängigkeit von der Schnitttiefe dargestellt worden (Abb.24). In der 9er-Region lässt sich keine systematische Rhabdomdrehung (Twist) nachweisen, sondern nur geringfügige Schwankungen in der Mikrovilli-Ausrichtung der einzelnen Retinulazellen im Uhrzeiger- oder Gegenuhrzeigersinn entlang ihrer Längsachse. Diese Untersuchung bestätigt den Befund von RÄBER (in WEHNER 1976a), wobei die Messungen bis in den proximalsten Bereich erweitert wurden.

1.3.5. Bestimmung der Anzahl der 9er-Ommatidien in der 9er-Region

Mittels grossflächiger Tangentialschnitte durch den dorsalsten Randbereich eines rechten Auges konnte die gesamte Ausdehnung der 9er-Region im LM und EM exakt abgegrenzt werden. Zuerst wurde ein Tangentialschnitt aus einer distalen Schnittserie (in $40\text{--}60\mu\text{m}$ Distanz proximal der Brennebene) im LM fotografiert. In dem so erhaltenen Plan wurden zuerst die für eine lagerichtige Orientierung wichtigen Parameter wie die dorsalen Achsenursprungsorte (X° , Y° und Z°) und die x-, y- und z-Achsenausrichtung eingetragen. Der nächstfolgende Ultradünnschnitt diente zur Analyse der Lokalisation von 9er- und 8er-Retinulae im dorsalsten Augenrandbereich. Dazu wurde die

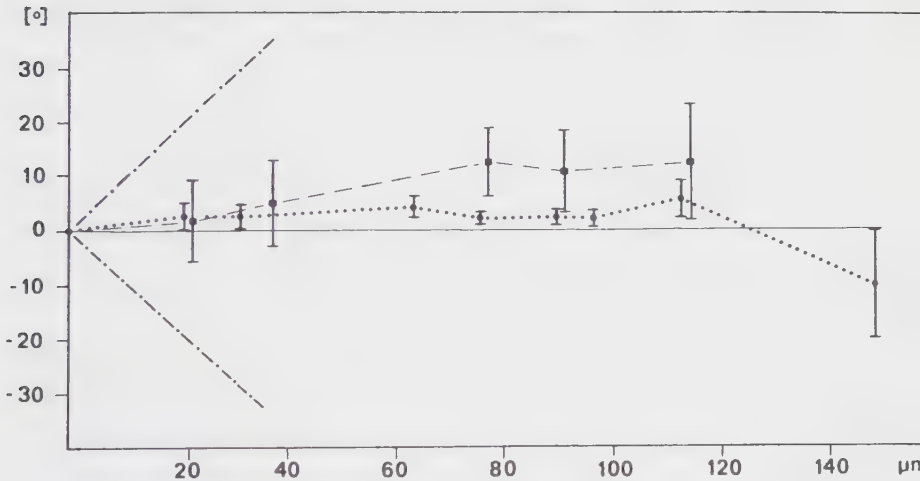


Abb.24: Mittlere Rhabdomdrehung in der 9er-Region. Die Winkelabweichungen der Mikrovilli-Richtungen bezüglich der z-Achsenausrichtung sind an der Rhabdomspitze (0µm Schnitttiefe) auf 0° normiert worden.

Punktiierte Kurve: Mittlere Winkelabweichungen (und Standardabweichungen) der Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom [Ordinate] in Abhängigkeit von der Schnitttiefe [Abszisse].

Gestrichelte Kurve: Mittelwerte (und Standardabweichungen) der Rhabdomdrehung bei der Auswertung von zehn 9er-Rhabdome (nach RÄBER, 1975).

Die beiden strich-punktiierten Kurven bezeichnen eine Twistrate von $1^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ und dienen als Vergleichsbasis.

Die Ordinate bezeichnet den Drehwinkel in Grad, wobei positive Werte eine Drehung im Uhrzeigersinn und negative Beträge eine solche im Gegenuhrzeigersinn angeben. Die Distanz bezüglich der Rhabdomspitze ist auf der Abszisse von distal nach proximal aufgetragen.

gesamte dorsale Randzone im EM fotografiert und auf dem grossformatigen Plan die identifizierten 9er-Retinulae und die angrenzenden 8er-Ommatidien entsprechend markiert. Die Auszählung ergab im untersuchten rechten Auge eine Anzahl von 125 9er-Ommatidien (Abb.25). Eine parallel dazu durchgeführte Untersuchung der Ausdehnung der 9er-Region in einem linken Auge führte zur Abgrenzung von 157 9er-Ommatidien (Abb.26). Das ergibt einen durchschnittlichen Anteil von 141 9er-Ommatidien oder 2,56% der etwa 5500 Ommatidien eines Komplexauges.

1.3.6. Die Anordnung der UV-Zellen in der 9er-Region

In die oben erwähnten EM-Pläne der dorsalsten Randregion im untersuchten linken und rechten Auge wurden auch die Mikrovilli-Richtungen der drei UV-Zellen in allen 9er- und diejenigen der beiden langen UV-Zellen in den angrenzenden 8er-Ommatidien eingetragen. Bei der Analyse der Ausrichtung der Mikrovilli in den aufgezeichneten 9er- bzw. 8er-Retinulae stellte ich fest, dass die Mikrovilli der beiden UV-Zellen Nr.1 und 5 in der 9er-Region fächerförmig angeordnet sind (Abb.25 und 26). Der gedachte Ursprungsort dieser Fächerstrahlen liegt posterior des dorsalsten Augenrandes. Die Symmetrieachse dieses Fächers liegt zwischen dem y- und dem z-Achsen-Ursprungsort um ca. 2-3 Ommatidien näher beim z-Achsenursprung. Der Anteil der einzelnen Rhabdomtypen in der 9er-Region weist eine ausgewogene Verteilung auf: 35 1-sX- und 26 5-sX-Typen stehen im untersuchten rechten Auge 37 1-sY- bzw. 27 5-sY-Typen gegenüber. Diese 61 sX- und 64 sY-Typen sind innerhalb der 9er-Region scheinbar zufällig verteilt (Abb.25).

Die 9er-Region umfasst 5-6 randzonale Ommatidienreihen. Sie keilt am x-Achsenursprung mit den beiden ersten x-Achsenreihen aus, die vollständig aus 9er-Retinulae bestehen. Am y-Achsenursprung läuft sie in den ersten drei y-Achsenreihen aus, wobei das in ventralster Position gelegene Ommatidium in der dritten y-Reihe bereits zur 8er-Region gehört (Abb.25).

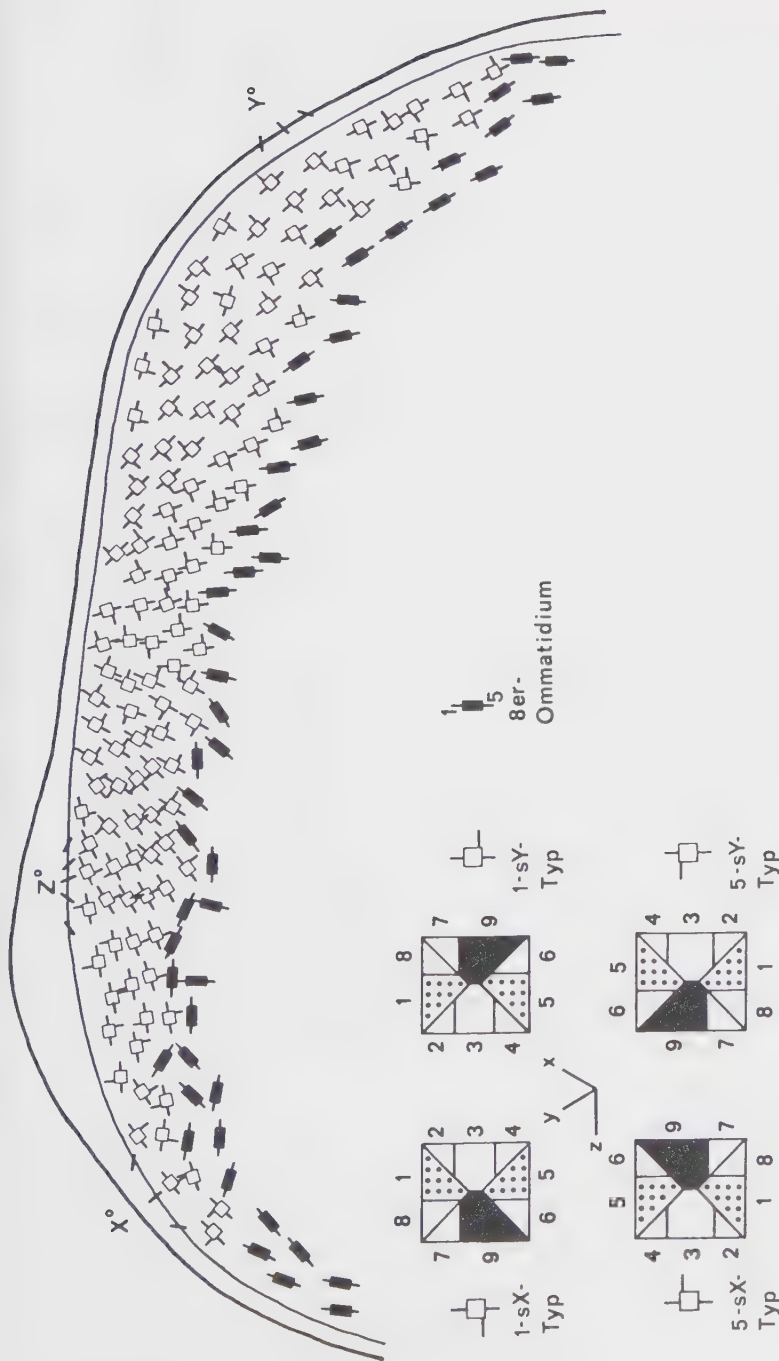


Abb.25: Anordnung der potentiellen UV-Rezeptoren in der spezialisierten 9er-Region eines rechten Auges. Die vier Rhabdomtypen sind durch Quadrate symbolisiert, in denen die für jeden Typ charakteristische Anordnung der Mikrovilli-Richtung der drei potentiellen UV-Zellen durch entsprechende Striche festgelegt ist. Diese vier Rhabdomtypen sind zufällig in der 9er-Region verteilt und in einer Fächerform angeordnet. Einzelne 8er-Ommatidien in der Übergangszone zur 9er-Region sind in diese fächerförmige Anordnung bezüglich der Ausrichtung der beiden langen UV-Rezeptoren mit einbezogen. Die 8er-Ommatidien sind durch Rechtecke symbolisiert und die Mikrovilli-Richtung der UV-Rezeptoren Nr. 1 und 5 durch Striche bezeichnet. Schnitttiefe: 40-60 μ m. Anzahl der 9er-Ommatidien: 125.

1.4. Korrelation zwischen der "grauen Corneazone" und der 9er-Region

Entspricht die 9er-Region in ihrer Ausdehnung exakt der "grauen Corneazone" oder nicht? Um diese Frage zu beantworten, wurde das gleiche linke Auge, das ich bereits für die Abgrenzung der "grauen Corneazone" verwendet habe, bis in den distalsten Retinabereich weiter geschnitten. Alle 9er-Ommatidien im dorsalsten Randbereich wurden im EM identifiziert und fotografiert. In diesen EM-Plan, der die gesamte 9er-Region und die unmittelbar daran angrenzenden 8er-Ommatidien umfasst, übertrug ich die Karte mit den Lagepositionen derjenigen Ommatidien, die zur "grauen Zone" gehören (s. Abb. 16). Nachher konnten diese 129 markierten Ommatidien mit der Anzahl und der Anordnung aller 9er-Ommatidien verglichen werden: Die 129 Ommatidien, die der "grauen Zone" angehören, liegen alle bis auf ein einzelnes 8er-Ommatidium, das sich in ventralster Position in der dritten y-Reihe befindet, innerhalb der 157 Ommatidien umfassenden 9er-Region. Die anderen 29 Ommatidien, in deren Cornealinsen im LM keine Porenkanäle beobachtet werden konnten, befinden sich im Bereich der Übergangszone zwischen der 9er- und der 8er-Region (Abb. 26). Die Verteilung der 9er-Retinulae auf die vier Rhabdomtypen wurde auch im linken Auge analysiert und mit der Situation im bereits vorgestellten rechten Auge verglichen:

Anteile der vier Rhabdomtypen in der 9er-Region

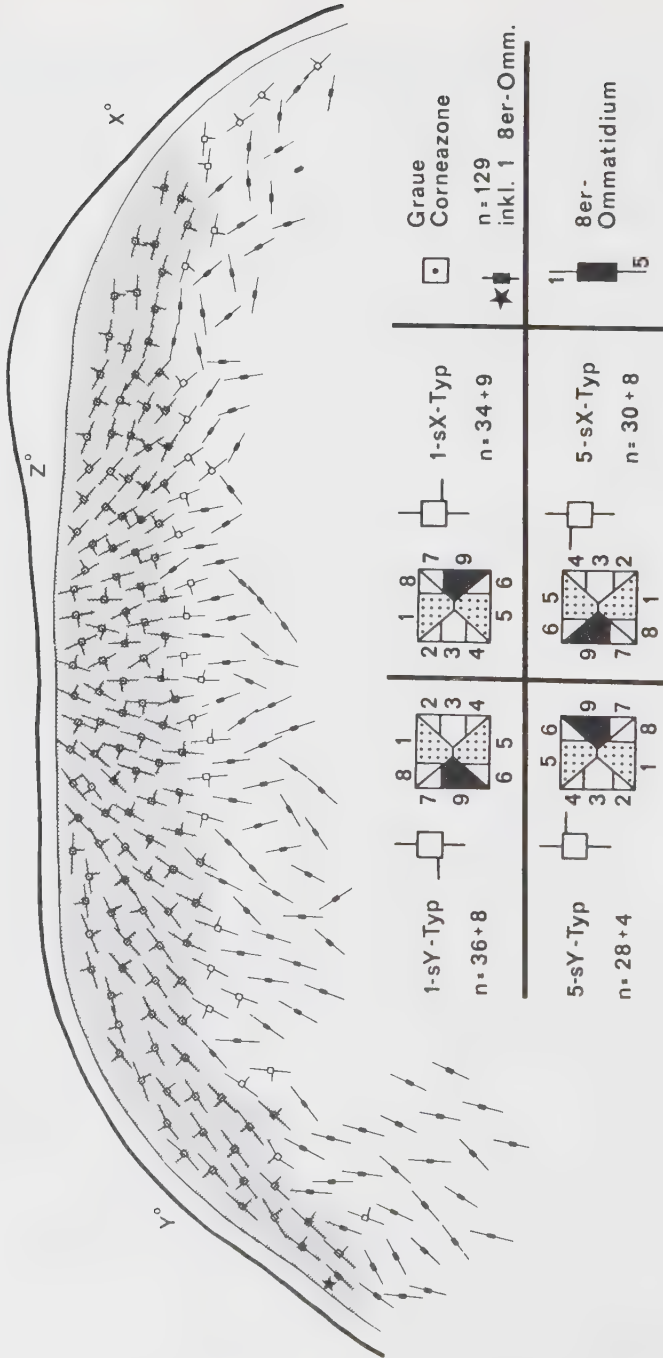
Rhabdomtyp	Anzahl der 9er-Retinulae		Total	
	innerhalb der "grauen Corneazone"	ausserhalb der "grauen Corneazone"	9er-Retinulae ¹⁾	
1-sX-Typ	34	9	43	(35)
5-sX-Typ	30	8	38	(26)
1-sY-Typ	36	8	44	(37)
5-sY-Typ	28	4	32	(27)
	128	29	157	(125)

¹⁾Die Zahl in Klammer steht für die Anzahl 9er-Retinulae des entsprechenden Rhabdomtyps im rechten Auge.

Die vier Rhabdomtypen sind innerhalb der 9er-Region des untersuchten linken Auges wie im bereits dargestellten rechten Auge (vgl. Abb.25) scheinbar auch zufällig verteilt (Abb.26).

2. Charakterisierung der Übergangszone zwischen der spezialisierten 9er- und der dorsalen 8er-Region

Der in Abb.26 schematisch dargestellte EM-Tangentialschnitt durch den dorsalsten Randbereich eines linken Auges verläuft in den 8er-Ommatidien, die in der Nähe des x-Achsenursprunges liegen, durch den Kernhorizont der Typ II-Zellen (Nr.2, 4, 6 und 8), d.h. in einer Schnitttiefe von 60-70µm proximal der distalen Rhabdomspitze. Die 9er-Ommatidien innerhalb der ersten sieben y-Reihen am y-Achsenursprung sind im Kernhorizont der drei UV-Zellen angeschnitten worden. Das entspricht einer mittleren Schnitttiefe von 55µm. In einzelnen, benachbarten 8er-Ommatidien sind die Kerne der beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 auf dem Schnitt ebenfalls zu erkennen. In ventraler Richtung vom y-Achsenursprung liegen die 8er-Ommatidien, die in einer Schnitttiefe von ca. 10µm (in unmittelbarer Randnähe) bis zu 30µm getroffen worden sind. In der Abbildung lässt sich die mit der Schnitttiefe korrelierte, zunehmende Abweichung der in den 8er-Ommatidien bezeichneten Mikrovilli-Richtung der langen UV-Zellen Nr.1 und 5 von der dorso-ventralen Nullrichtung an der Rhabdomspitze erkennen. Diese Abweichung wird durch die Rhabdomdrehung in den 8er-Retinulae verursacht. Einzelne 8er-Ommatidien, die unmittelbar an die 9er-Region angrenzen, zeigen eine nur schwache und oft unregelmässige Drehung verglichen mit den anderen 8er-Retinulae.



9er-Region (linkes Auge) : $n = 128 + 29 = 157$

Abb. 26: Korrelation zwischen der Ausdehnung der "grauen Corneazone" und der 9er-Region im dorsalen Randbereich eines linken Auges. Die einzelnen Retinulapiken sind durch entsprechende Symbole charakterisiert. Die Ausdehnung der "grauen Zone" ist durch die Rastersignatur dargestellt.

3. Charakterisierung der 8er-Retinulae

3.1. Regionale Unterschiede in der Retinulalänge

In Serien von 60µm dicken Längsschnitten durch sechs Bienen-
augen wurden im LM jeweils diejenigen ausgewählt, die entlang
der Augenlängsachse durch die Augenmitte führten und in denen
die Ommatidienlängsachsen exakt getroffen waren. In Abständen
von je zehn z-Reihen bestimmte ich vom dorsalen Rand ausgehend
die Retinulalänge mit Hilfe eines Messoculars im LM. Auf diese
Weise wurden alle sechs ausgewählten Längsschnitte analysiert
und die Mittelwerte der einander entsprechenden Retinulalängen
bestimmt (s. Tab.1 ; Teil D). Die mittlere Retinulalänge der
8er-Ommatidien nimmt von 222µm in der 10. dorsalen z-Reihe bis
auf 339µm am ventralsten Augenrand zu. Um die Ommatidienlänge
zu erhalten, müssen zur Retinulalänge in der betreffenden 10er-
z-Reihe noch ca. 95µm für die Länge des dioptrischen Apparates
dazu gezählt werden.

3.2. Typisierung und Numerierung der 8er-Retinulae

Aufgrund der Rhabdomegeometrie lassen sich in der dorsalen und
in der ventralen Augenregion je zwei spiegelbildliche Rhabdom-
typen unterscheiden (GRIBAKIN, 1972; GRUNDLER, 1974). Diese wer-
den nach folgendem Prinzip numeriert:
Diejenige Typ I-Zelle, die in der Brennebene (des dioptrischen
Apparates) in dorsaler Richtung orientiert ist, wird als Nr.1
bezeichnet. Die anderen langen Zellen werden fortlaufend in
der Richtung der Rhabdomdrehung numeriert. Die basale, kurze
Zelle wird als Nr.9 bezeichnet. Zusätzlich wird derjenige
Rhabdomtyp, in dem die Typ I-Zellen (Nr.1 und 5) in der Brenn-
ebene in der Richtung der x-Achsenreihen orientiert sind, als
X-Typ bezeichnet. Bezüglich dem x-y-z-Achsensystem dreht dieser
Rhabdomtyp in der Richtung $z \rightarrow y \rightarrow x$. Sind die Typ I-Zellen in
der Brennebene jedoch parallel zu den y-Achsenreihen angeord-
net, so gehören sie dem Y-Rhabdomtyp an, der eine Drehung in

der Richtung $x \rightarrow y \rightarrow z$ bezüglich des x-y-z-Systems ausführt. Da die Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der Drehrichtung bisher erst in der dorsalen Region untersucht worden ist (GEIGER, 1976; SOMMER und WEHNER, 1975; WEHNER, 1976a), lässt sich die vorgeschlagene Numerierung in der ventralen Region vorerst noch nicht in Beziehung zur Rhabdomdrehung setzen (vgl. Abb.28).

3.3. Topografische Untersuchung der Rhabdomdrehung (Twist)

In einem beliebigen Querschnitt durch die Retina lässt sich jede einzelne Retinulazelle aufgrund der Rhabdomgeometrie eindeutig numerieren und individuell charakterisieren, wenn die folgenden Parameter bekannt sind: die Winkelorientierung der Mikrovilli im Rhabdomer bezüglich dem x-y-z-Achsensystem, die Drehrichtung und die Drehrate sowie die Distanz zwischen der Schnittebene und der distalen Rhabdomspitze. In der Bienenretina kennen wir die Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der Drehrichtung vorerst nur für die dorsale Region und die Drehrate erst für eine Gruppe von 30 Ommatidien zwischen der 16. und 24. z-Reihe (vom dorsalen Rand aus gezählt). Letztere liegt im untersuchten Beispiel im Mittel bei $1.13^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ für den X-Typ und bei $0.99^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ für den Y-Typ (WEHNER et al., 1975).

Um einen topografischen Vergleich der Drehraten anstellen zu können, habe ich die Rhabdomdrehung in der dorsalen und in der ventralen Augenregion mittels lückenloser $1\mu\text{m}$ -Tangential-schnittserien und mit Hilfe von natürlichen Markern untersucht:

3.3.1. Mittlere Rhabdomdrehung in der dorso-posterioren Retina

Für diese Untersuchung wählte ich ein linkes Auge, das bei Anwendung der Gefriersubstitutionstechnik fixiert worden war (s. Methode). Die dorso-posteriore Region wurde in $1\mu\text{m}$ -Tangential-schnitte über die gesamte Retinulalänge von $250\text{--}260\mu\text{m}$ in der Mitte des Schnittes zerlegt und in Abständen von je $20\mu\text{m}$ ein Schnitt im LM fotografiert. Die untersuchte Region liegt zwi-

schen der 48. und der 56. z-Reihe (vom dorsalen Augenrand aus gezählt) und zugleich 18 bis 25 y-Reihen vom posterioren Rand entfernt. Als Marker in der Schnittserie benutzte ich ein isoliert zwischen zwei z-Reihen liegendes Ommatidium (s. Abb. 41). Die Drehung der Rhabdomquerachse bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung an der distalen Rhabdomspitze konnte bei der für die dorsale 8er-Region charakteristischen rechteckigen Rhabdomquerschnittsform exakt vermessen werden. Diese Ausrichtung der Rhabdomquerachse ist parallel zur Orientierung der Mikrovilli-Richtung der beiden langen UV-Zellen Nr. 1 und 5 (SOMMER und WEHNER, 1975; WEHNER et al., 1976a). Für 16 X- und 12 Y-Typen wurde die gemessene Ausrichtung der Rhabdomquerachse an der Rhabdomspitze auf 0° normiert und die entsprechend korrigierte, relative Rhabdomdrehung (Tab. 2; Teil D) als Mittelwertskurve für den X- und den Y-Typ gegen die Schnitttiefe aufgetragen. Diese Kurve zeigt für beide Rhabdomtypen einen ähnlichen, sigmoiden Verlauf (Abb. 27; nach Tab. 3). Die mittlere Twistrate beträgt für den X-Typ $0.91^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1} \pm 0.33^\circ$ und für den Y-Typ $0.83^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1} \pm 0.29^\circ$ (Mittelwert und Standardabweichung, s. Tab. 3).

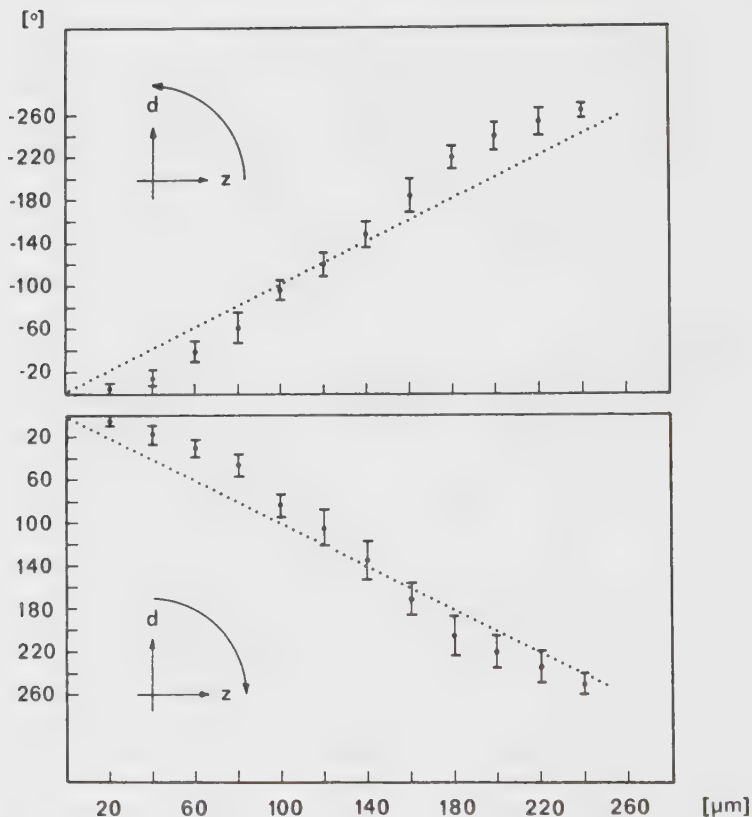


Abb.27: Mittlere Rhabdomdrehung in der dorso-posterioren Retina eines linken Bienen Auges. Die untersuchten Ommatidien liegen zwischen der 48.-56. z-Reihe.¹⁾ Die Ausrichtung der Rhabdomquerachse, die in der dorsalen 8er-Region parallel zur Mikrovilli-Richtung der UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 angeordnet ist, wurde bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung an der distalen Rhabdomspitze in je $20\mu\text{m}$ -Abständen über die ganze Retinulalänge bestimmt. Die Mittelwerte und die Standardabweichungen der Rhabdomdrehung [Ordinate] von 16 X-Typen (obere Kurve) und 12 Y-Typen (untere Kurve) sind in je $20\mu\text{m}$ -Abständen über die gesamte Retinulalänge von $250\text{--}260\mu\text{m}$ [Abszisse] dargestellt. Die gemessenen Mikrovilli-Richtungen sind in der Ebene der distalen Rhabdomspitze auf 0° normiert und die relativen Mikrovilli-Richtungen für jede Schnitttiefe berechnet worden. Die beiden punktierten Kurven entsprechen einer Drehrate von $1^\circ.\mu\text{m}^{-1}$.

¹⁾ vom dorsalen Achsenursprung $[Z^\circ]$ aus gezählt.

3.3.2. Retinulabau und Rhabdomdrehung in der ventralen Retina

In der ventralen Region sind die beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 (Typ I-Zellen) annähernd senkrecht zur Rhabdomquerachse angeordnet (GRUNDLER, 1974). In einer Tangentialschnittserie kann diese Rhabdomquerachse (oder eine senkrecht dazu orientierte, in der gleichen Querschnittsebene liegende Hilfsachse) als Bezugsachse für die Untersuchung der Rhabdomdrehung verwendet werden, wenn vorher deren exakte Lageposition bezüglich der ovalen Rhabdomform und der Mikrovilli-Richtung der Typ I-Zellen im EM kontrolliert worden ist. Für die Analyse der Rhabdomdrehung wird mit Hilfe dieses Bezugsystems die Abweichung der Mikrovilli-Richtung der beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 von der dorso-ventralen Nullrichtung an der distalen Rhabdomspitze in verschiedenen Schnittiefen bestimmt. Auf diese Weise lässt sich die Rhabdomdrehung trotz des runden Rhabdomquerschnittes in der ventralen Region anhand von LM-Plänen aus verschiedenen Schnittiefen vermessen. Zur Kontrolle wird die Ausrichtung der Rhabdomquerachse bezüglich der Rhabdomgeometrie in Ultradünnschnitten der gleichen Serie periodisch im EM überprüft. Mit Hilfe dieser kombinierten LM-EM-Serieschnittechnik wurde ein Retinabezirk in der Nähe des ventralen Augenrandes lückenlos in 1µm-Tangentialschnitte zerlegt und in bestimmten Schnittiefen zusätzlich Ultradünnschnitte hergestellt, um die Mikrovilli-Richtung der Typ I-Zellen (die im LM nicht direkt sichtbar ist) anhand von EM-Abbildungen verifizieren zu können. Als Marker in den Schnittserien diente mir eine atypische Retinula, die in der 17. z-Reihe vom ventralen Rand und in der 13. Ommatidienreihe vom Vorderrand eines rechten Auges entfernt lag. Zur Analyse der Rhabdomdrehung wurde ein Retinabereich mit 28 Ommatidien zwischen der 15. und der 18. z-Reihe verwendet. Diese ventrale Rhabdomdrehung im untersuchten Retinabezirk sei anhand von ausgewählten, schematisch dargestellten Ultradünnschnitten aus sieben verschiedenen Schnittiefen exemplarisch vorgestellt. Zusätzlich werden charakteristische Strukturmerkmale in der ventralen Retinula beschrieben.

In der Ultradünnschnittserie (Pläne 1-7) kann die Korrelation zwischen dem Rhabdomtyp und der Richtung der Rhabdomdrehung analysiert werden. Da wie in der dorsalen auch in der ventralen 8er-Region zwei spiegelbildlich gebaute Rhabdomtypen vorkommen, werden diese in beiden Region nach den gleichen Kriterien bezeichnet: Derjenige Rhabdomtyp, bei dem die beiden Typ I-Zellen an der distalen Rhabdomspitze eine Annäherung in der Anordnung der Zellflächen in Richtung der x-Achsen zeigen, wenn als Vergleich die beiden Typ II-Zellen mit paralleler Mikrovilli-Richtung herangezogen werden, wird als X-Typ definiert. Der andere Rhabdomtyp, bei dem die Typ I-Zellen eine Abweichung von der dorso-ventralen Nullrichtung in Richtung der y-Achse erkennen lassen, wird entsprechend als Y-Typ aufgefasst (vgl. WEHNER, 1976a). In der distalen Retina der ventralen 8er-Region grenzen diese Typ I-Zellen im Rhabdomquerschnitt entlang der Rhabdomquerachse (GRUNDLER, 1974) aneinander. In dem dargestellten distalsten Schnitthorizont (Plan 1) sind die Mikrovilli-Richtungen der beiden langen UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 annähernd in dorso-ventraler Ausrichtung angeordnet, d.h. senkrecht zu den z-Achsenreihen orientiert (Abb.28).

In 74-82µm Schnitttiefe wurde der Kernhorizont der Typ I-Zellen getroffen (Plan 2). Ein Vergleich mit der Ausgangslage in Plan 1 zeigt die Drehrichtung und den Betrag der Rhabdomdrehung der dargestellten Retinulae bezüglich der z-Achsenreihen: In diesem rechten Auge haben sich die X-Typen im Uhrzeigersinn und die Y-Typen im Gegenuhrzeigersinn von der dorso-ventralen Nullrichtung weggedreht. Der Betrag der Drehung liegt für beide Typen zwischen 40° und 80°. Zusätzlich lässt sich ein Wechsel von einer fast kreisrunden Rhabdomform an der distalen Rhabdomspitze zu einer mehr ovalen Form mit grösserer Ausdehnung in der Richtung parallel zur Rhabdomquerachse beobachten (Abb.29).

EM-Plan ①

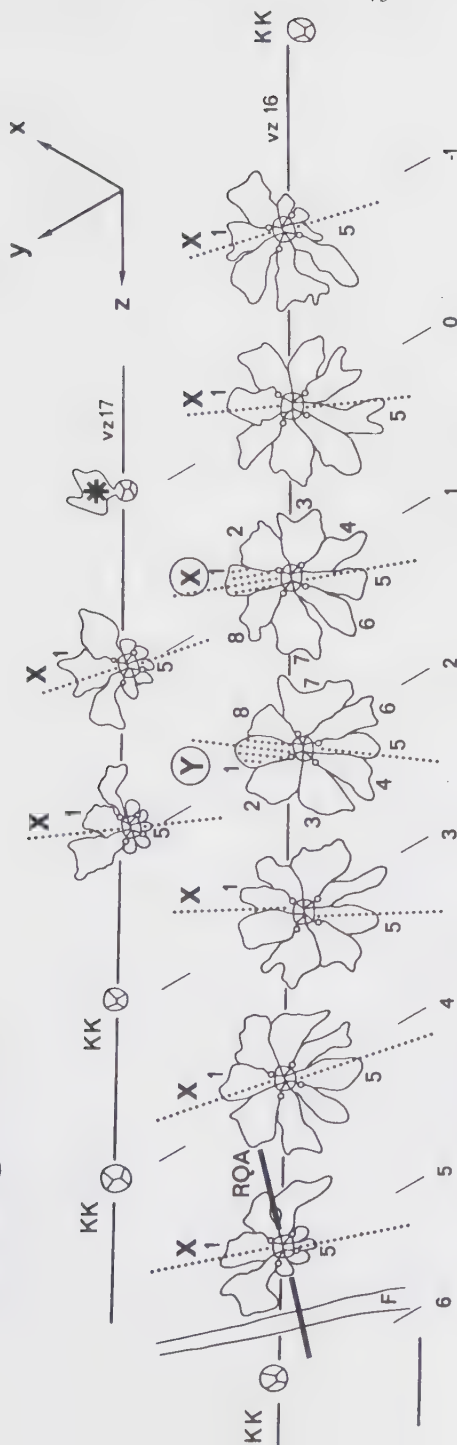


Abb.28: EM-Ausschnitt aus dem distalsten Schnitthorizont (0-8µm unterhalb der Rhabdomspitze) in einer Schnittserie durch die ventrale Retina eines rechten Auges. Die Bezeichnung der einzelnen Retinulae als X- oder Y-Typ erfolgte aufgrund der Rhabdomgeometrie analog zur dorsalen Retina (vgl. Abb.22). Die punktierten Linien bezeichnen die Mikrovilli-Richtungen der UV-Zellen Nr.1 und 5. Je eine Zelle Nr.1 in einem X- und einem Y-Typ wurden in den dargestellten Plänen 1-7 zur Verdeutlichung der Rhabdomdrehung und der Drehrichtung durch einen Punkteraster hervorgehoben. Als Marker in der Schnittserie und als Bezugspunkt für die Numerierung der individuellen Retinulae bezüglich der z- sowie der y-Achse diente ein atypisches Ommatidium [*]. Die Abweichungen der Mikrovillirichtungen der Zellen Nr.1 und 5 von der dorso-ventralen Nullrichtung, d.h. der Senkrechten zur z-Achsenreihe, ist in Tab.4 dargestellt. F: Falte im Schnitt, KK: Kristallkegel, RQA: Rhabdomquerschnitt, vz: Nr. der z-Reihe vom ventralen Augenrand aus gezählt. Die 16. z-Reihe ist ca. 5µm tiefer angeschnitten als die 17. Reihe. X: X-Typ, Y: Y-Typ. Als Bezugssache für die Untersuchung der Rhabdomdrehung wurde eine senkrecht zur RQA orientierte Hilfsachse (punktierte Linie) verwendet, die annähernd parallel zur Mikrovilli-Richtung der Zellen Nr.1 und 5 ausgerichtet ist. (Masseinheit: 10µm)

EM-Plan 2

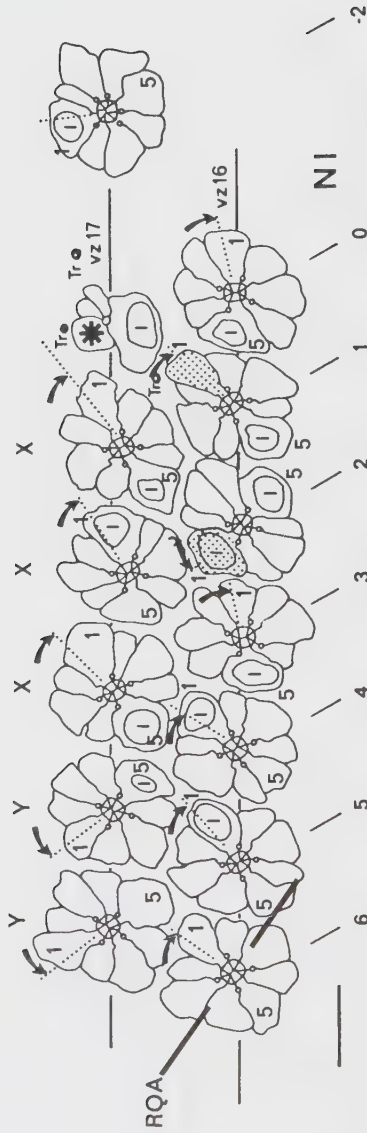


Abb.29: Kernhorizont (N I) der UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 (Typ I-Zellen) in 74-82µm Schnitttiefe. Ein Vergleich mit Plan 1 (Abb.28) zeigt, dass die X-Typen [X] in Richtung z → y → x und die Y-Typen [Y] in Richtung x → y → z drehen. I: Kern der Typ I-Zelle Nr.1 bzw. 5, Tr: Tracheole, vz: Nr. der z-Reihe vom ventralen Rand aus gezählt. [*]: atypisches Ommatidium (Marker in der Schnittserie). Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Rhabdomdrehung zwischen Plan 1 und 2. Die punktierten Zellen markieren je eine Zelle Nr. 1 in einem X- und einem Y-Typ. (Masseinheit: 10µm)

Die Kerne der Typ II-Zellen (Nr.2,4,6 und 8) schliessen proximal an den Kernhorizont der Typ I-Zellen (Nr.1 und 5) an (Plan 3). Die Typ I-Zellen zeigen im Vergleich zur Situation an der distalen Rhabdomspitze die Tendenz zur Verkleinerung ihrer Querschnittsfläche. Dieses Strukturmerkmal kann zusammen mit der Lageposition der Rhabdomquerachse zur Identifizierung der beiden langen UV-Rezeptoren (Nr.1 und 5) verwendet werden (Abb.30).

Die Kerne der beiden Typ III-Zellen (Nr.3 und 7), die im Retinulaquerschnitt senkrecht zu den Typ I-Zellen angeordnet sind, bilden den dritten Kernhorizont (Plan 4). In 104-112µm Distanz von der Rhabdomspitze haben sich die einzelnen Retinulae um einen Betrag von 80-100° von der dorso-ventralen Nullrichtung weggedreht. In dieser Tiefe sind die Typ III-Zellen annähernd in dorso-ventraler Richtung orientiert. Einzig eine median vom Marker-Ommatidium auf der gleichen z-Achsenreihe gelegene Retinula vom Y-Typ weist mit einer Abweichung von 68° von der dorso-ventralen Nullrichtung eine schwächere Drehung als die anderen Retinulae auf. Diese Retinula besitzt als Struktureigentümlichkeit fünf Kristallkegelfortsätze statt vier (Abb.31).

Die Typ III-Zellen behalten proximal ihrem Kernhorizont eine relativ grosse Querschnittsfläche im Vergleich zu den Typ I-Zellen mit relativ kleiner Querschnittsfläche bei, die zur individuellen Unterscheidung dieser Zelltypen in der basalen Retinula herangezogen werden kann (Plan 5). Auf halber Retinulalänge zeigt sich das interessante Phänomen einer beginnenden Verkürzung der Rhabdomquerachse, und einige µm tiefer lässt sich sogar eine 90°-Umorientierung derselben beobachten (Abb.32,33). Die Zellen Nr.1 und 5 besitzen deshalb in der proximalen Retinulahälfte keine gemeinsame Berührungslinie mehr, sondern zeigen in der basalen Retina eine analoge Anordnung bezüglich der Rhabdomquerachse wie die Typ I-Zellen in der dorsalen Retinula über deren gesamte Längsausdehnung.

EM - Plan (3)

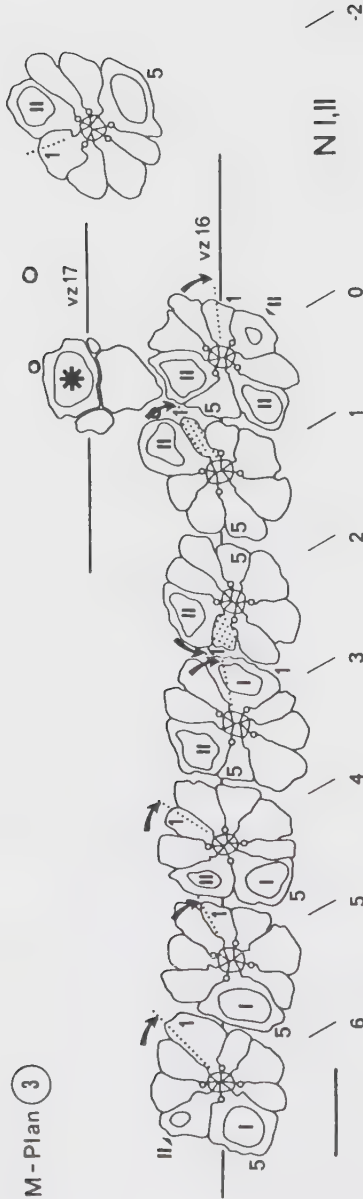


Abb. 30: Übergangszone vom Kernhorizont (N I) der Typ I-Zellen zum Kernhorizont (N II) der Typ II-Zellen in 88-96µm Schnittiefe. In einzelnen Retinulae erkennt man den Kern in einer Typ II-Zelle in der proximalen Schicht des Kernhorizontes der Typ I-Zellen. Die restlichen Kerne der insgesamt vier Typ II-Zellen folgen unmittelbar unterhalb dieser Übergangszone.
 I: Kern einer Typ I-Zelle; II: Kern einer Typ II-Zelle (Nr. 2, 4, 6 oder 8). (Masseinheit: 10µm)

EM - Plan (5)

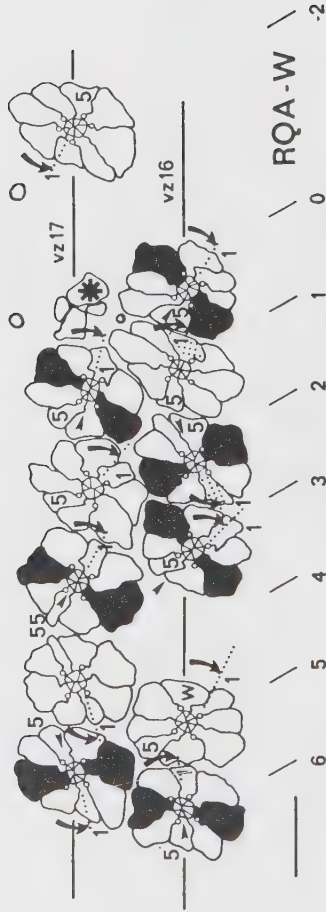


Abb.32: Umorientierung der Rhabdomquerschnitt in 150-160µm Schnitttiefe. Auf halber Retinulalänge findet eine Umorientierung der Rhabdomquerschnitt (RQA) statt. Diese beginnt mit einer zunehmenden Verkürzung der RQA und führt über ein kreuzförmiges Übergangsstadium (W) zu einer 90°-Umorientierung, d.h. die RQA ist in der proximalen Retinulalhälfte parallel zur Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 orientiert (eine längliche Pfeilspitze zeigt die neue Ausrichtung der RQA nach der 90°-Umorientierung an). In den Retinulae mit abgeschlossenener Umorientierung der RQA sind die beiden Typ III-Zellen schwarz markiert.
W: Kreuzförmiges Übergangsstadium der RQA-Umorientierung. Punktuelle Linien: Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 (1,5). Die Pfeile zeigen den Drehbetrag bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung an.
(Masseinheit: 10µm)

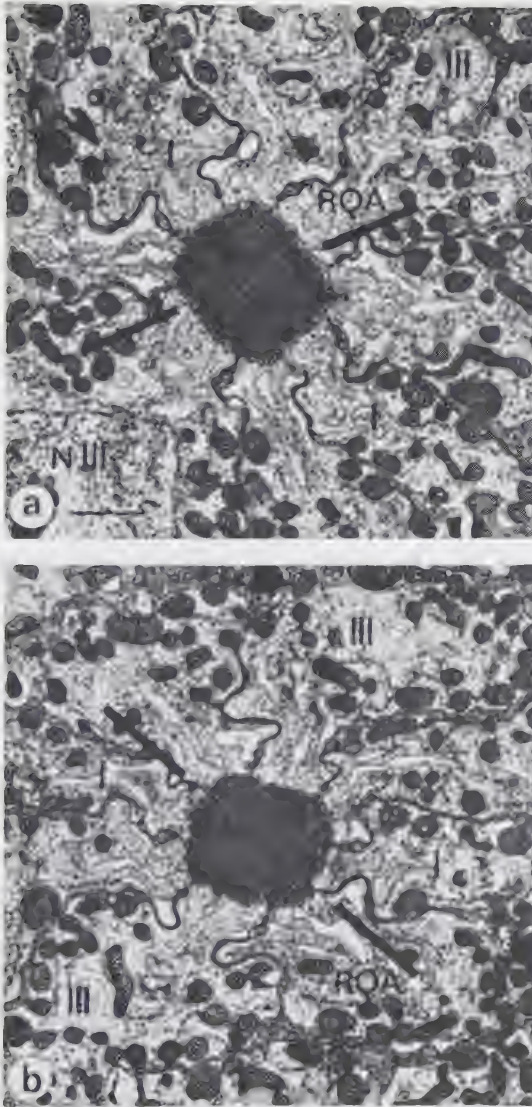


Abb.33: Umorientierung der Rhabdommerachse (RQA). EM-Tangentialschnitt. [a] Beginnende Verkürzung der Rhabdommerachse unmittelbar proximal der Kernregion der Typ III-Zellen. [b] 10-20µm tiefer ist die Umkehrung der RQA bereits erfolgt. I: Typ I-Zellen, III: Typ III-Zellen, N: Kern einer Typ III-Zelle. (Masseinheit: 1µm)

Ca. $10\mu\text{m}$ proximal der Kernregion der kurzen, basalen UV-Zelle Nr.9 (vierter Kernhorizont) zeigt der Y-Typ mit einem maximalen Drehbetrag von 256° eine stärkere Abweichung von der dorso-ventralen Nullrichtung als der X-Typ mit einer grössten Abweichung von 235° (Plan 6; Abb.34). Die Absolutstreuung im Betrag der Rhabdomdrehung liegt für beide Typen zusammen zwischen 202° - 256° (s.Tab. 4; Teil D).

Die kurzen, basalen UV-Rezeptoren Nr.9 treten 20 - $30\mu\text{m}$ distal der in Abb.34 dargestellten Schnittebene in den Rhabdomverband ein und besitzen im untersuchten Augenbereich, der eine Retinulalänge von 300 - $310\mu\text{m}$ aufweist, eine Länge von 80 - $90\mu\text{m}$.

6 - $24\mu\text{m}$ distal der Basalmembran zeigen die Mikrovilli-Richtungen der Typ I-Zellen im Y-Rhabdomtyp eine Abweichung von maximal 294° und diejenigen im X-Typ eine grösste Abweichung von 278° bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung (s.Tab. 4). Die Absolutstreuung im Betrag der Rhabdomdrehung liegt beim Y-Typ zwischen 277° - 294° und beim X-Typ zwischen 208° - 278° (Plan 7; Abb.35; vgl. Tab. 4). Die Tendenz zur Anordnung der Typ III-Zellen in dorso-ventraler Richtung ist im basalsten Retinulabereich der ventralen Augenregion unverkennbar. Damit kann eine geometrisch gleichförmige Ausrichtung der 9 Axone innerhalb der Pseudocartridges proximal der Basalmembran erreicht werden.

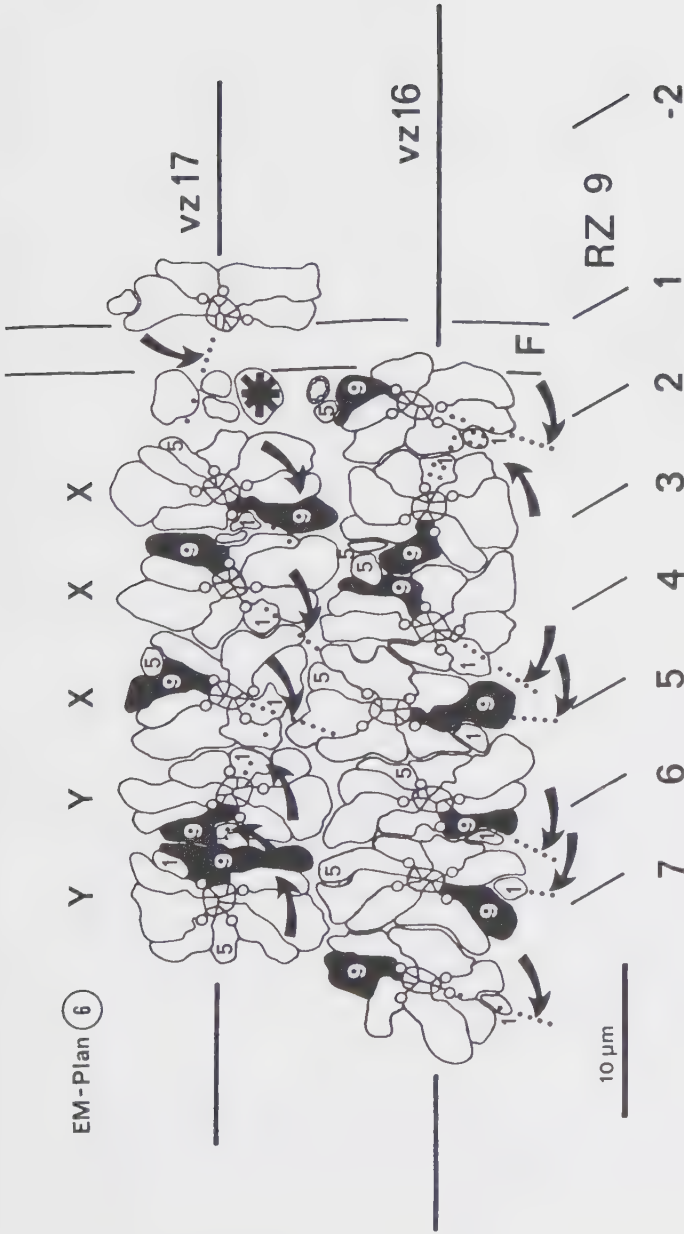


Abb.34: Basaler Retinabereich ca. 10µm proximal der Kernregion der basalen UV-Zelle Nr.9 (vierter Kernhorizont) in 240-248µm Schnitttiefe. Die maximale Rhabdomdrehung bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung beträgt im X-Typ 235° und im Y-Typ 256° (vgl. Tab. 4). Die Retinulazelle Nr.9 ist innerhalb der Retinula schwarz markiert und entsprechend numeriert. Einige der UV-Zellen Nr.1 und 5 haben bereits je ein Axon ausgebildet und sind aus dem Rhabdomverband ausgetreten. Y: Y-Typ; X: X-Typ; F: Falt im Schnitt. (Masseinheit: 10µm)

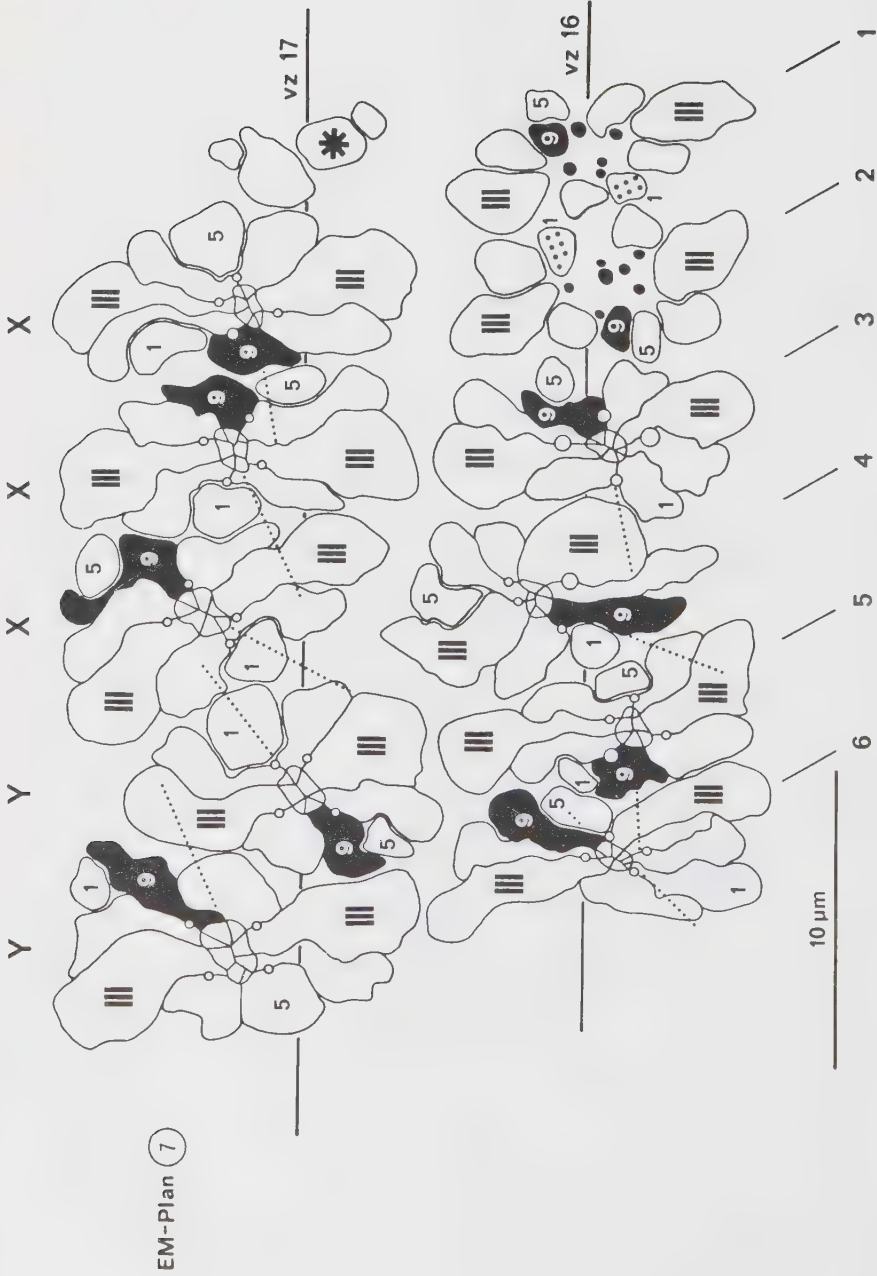


Abb. 35: Basalster Retinabereich in 286-294μm Distanz von der Rhabdomspitze. Ca. 6-24μm distal der Basalmembran haben sich die X-Typen um 208°-278° im Uhrzeigersinn, und die Y-Typen um 277°-294° im Gegenuhzeigersinn von der dorso-ventralen Nullrichtung weggedreht. Es lässt sich die Tendenz zur Anordnung der Typ III-Zellen [III] in zu-

Bestimmung der Twistrate in der ventralen Retina

Für die Analyse der ventralen Twistrate verwendete ich in den LM-Tangentialschnitten die Drehung derjenigen Bezugsachse, die im Rhabdomquerschnitt senkrecht zu der von GRUNDLER (1974) definierten Rhabdomquerachse angeordnet ist (Abb.28). Der Drehwinkel zwischen dieser Bezugsachse und der dorso-ventralen Nullrichtung an der distalen Rhabdomspitze wurde bei 18 X- und 10 Y-Typen des untersuchten rechten Auges in je 20µm-Schnittintervallen über die gesamte Retinulalänge ausgemessen. Diese 28 Ommatidien liegen zwischen der 15.-18. z-Reihe (vom ventralen Augenrand aus gezählt) und umfassen auch die in den Plänen 1-7 dargestellten Retinulae. Die Festlegung der Ausrichtung der gewählten Bezugsachse, die parallel zur Mikrovilli-Richtung der beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 orientiert sein soll, bezüglich der ovalen Rhabdomform in LM-Tangentialschnitten wurde anhand von EM-Ultradünnschnitten aus der gleichen Schnitttiefe periodisch überprüft: In 80µm Schnitttiefe proximal der distalen Rhabdomspitze beträgt die mittlere Winkelabweichung zwischen der Ausrichtung der Rhabdomquerachse im LM-Tangentialschnitt und derjenigen im unmittelbar darauf folgenden EM-Ultradünnschnitt 9.75° ($\pm 9.10^\circ$; n=8). Eine weitere Kontrolle wurde in 160µm Schnitttiefe durchgeführt. Dort ergab sich eine mittlere Winkelabweichung der Ausrichtung der Bezugsachse im LM-Schnitt von der Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 im EM-Schnitt von 8.86° ($\pm 4.02^\circ$; n=7; s.Tab.4, Teil D). Dieser systematische Unterschied zeigt, dass die Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 nicht exakt mit der gewählten Bezugsachse übereinstimmen. Bei der Berechnung der Twistraten beziehe ich mich auf die Messungen der Rhabdomdrehung in den LM-Tangentialschnitten. Der genannte Messunterschied wird nicht weiter berücksichtigt.

Eine Ausnahme bildet die letzte Messung in der proximalsten Retinazone: Mit dem Eintritt der kurzen, basalen UV-Zelle Nr.9 ins Rhabdom verlassen die beiden UV-Zellen Nr.1 und 5 den Rhab-

domerverband und bilden je ein Axon aus. Wird die Bezugsachse in den LM-Tangentialschnitten nun bezüglich der Mikrovilli-Richtung der UV-Zelle Nr.9 festgelegt, die annähernd parallel zu derjenigen der ersetzten UV-Zelle Nr.1 oder 5 liegt, ist die Bestimmung der Ausrichtung dieser Bezugsachse infolge der Asymmetrie des basalen Rhabdoms nur approximativ möglich. In der proximalsten Retina wurden deshalb die Mikrovilli-Richtungen der UV-Zellen Nr.9 bei sechs X- und zwei Y-Typen im EM-Plan 7 (Abb.35) bestimmt. Wegen dieses geringen Zahlenmaterials erfolgte ein entsprechender Hinweis in der grafischen Darstellung der mittleren Rhabdomdrehung (Abb.36).

Die mittlere Twistrate wurde auf die gleiche Weise wie in der untersuchten dorso-posterioren Region berechnet und beträgt für den X-Typ $0.88^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.10^{\circ}$) und für den Y-Typ $0.77^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.09^{\circ}$; n=13; s.Tab.5, Teil D).

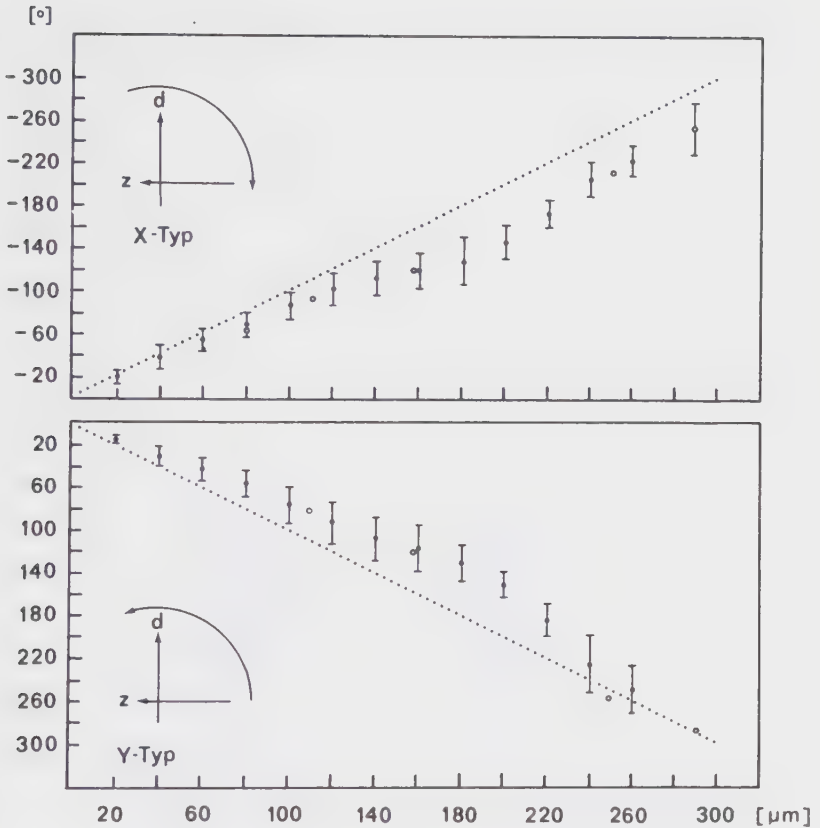


Abb.36: Mittlere Rhabdomdrehung in der ventralen Retina (128.-131. z-Reihe vom dorsalen Achsenursprung $[Z^\circ]$ aus gezählt) eines rechten Auges. Die Mikrovilli-Richtungen der beiden langen UV-Rezeptoren Nr. 1 und 5 bzw. ab $240\mu\text{m}$ Schnitttiefe diejenigen der basalen UV-Rezeptoren Nr.9 wurden in den LM-Tangentialschnitten indirekt $[\bullet]$, d.h. aufgrund der Ausrichtung der annähernd parallel dazu angeordneten Bezugsachse im Rhabdomquerschnitt (vgl.Abb.28) gegenüber der dorso-ventralen Nullrichtung an der Rhabdomspitze und in fünf EM-Schnitten direkt $[\circ]$ bestimmt. Die Mittelwerte und die Standardabweichungen der Rhabdomdrehung [Ordinate] von 18 X- Typen (obere Kurve) und 10 Y-Typen (untere Kurve) sind über die gesamte Retinulalänge von $300\text{--}310\mu\text{m}$ [Abszisse] aufgetragen. Für die EM-Messungen gelten die kleineren n-Angaben gemäss Tab.5. Die beiden punktierten Kurven entsprechen einer Drehrate von $1^\circ/\mu\text{m}^{-1}$.

3.4. Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der Rhabdomdrehung

Aufgrund der vorliegenden Tangentialschnittserie (s. Abschnitt 3.3.2) kann die Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der Rhabdomdrehung auch für die ventrale Augenregion aufgezeigt werden. Ein Vergleich mit der Situation an der distalen Rhabdomspitze in der dorsalen Region (Abb.37a; nach SOMMER und WEHNER,1975; WEHNER,1976a) zeigt an der Rhabdomspitze in der ventralen Retina analoge Verhältnisse bezüglich Rhabdomtyp und Drehrichtung (Abb.37b). Eine Ausnahme in dieser Korrelation wurde nie gefunden.

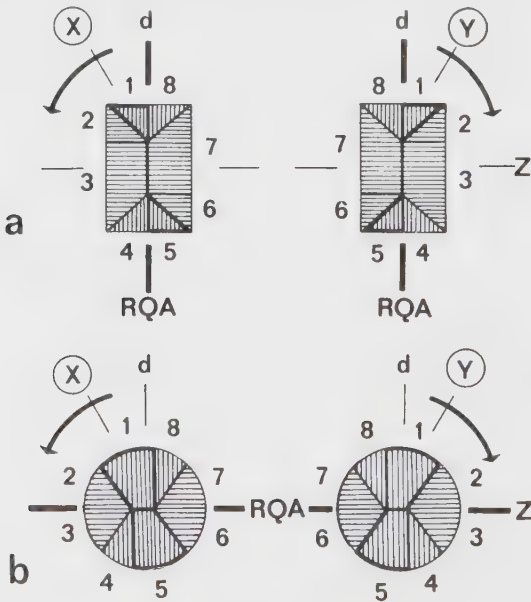


Abb.37: Korrelation zwischen der Rhabdomgeometrie und der distalen Rhabdomspitze und der Rhabdomdrehung. [a] dorsale Retina: Der $\otimes$ -Typ, bei dem die UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 an der distalen Rhabdomspitze in Richtung der x-Achse ausgerichtet sind, dreht im z-y-x-Sinn. Der $\otimes$ -Typ mit einer distalsten Ausrichtung der Zellen Nr.1 und 5 parallel zur y-Achse zeigt eine Drehung im x-y-z-Sinn (nach SOMMER und WEHNER,1975). [b]: ventrale Retina: Hier zeigt sich die gleiche Korrelation zwischen dem Rhabdomtyp und der Rhabdomdrehung wie in der dorsalen Retina. RQA: Rhabdomquersache, d: dorsal, x,y,z: x-y-z-Achsensystem. Numerierung der Retinulazellen nach WEHNER,1976a.

3.5. Abgrenzung der Übergangszone zwischen der dorsalen und der ventralen Rhabdomgeometrie

Ein linkes Bienenauge wurde nach der EM-Fixation und der anschliessenden Einbettung in Epoxyharz wieder aus dem Harzblock herauspräpariert und ein Lackabzug der bei diesem Procedere enthaarten Facettenoberfläche angefertigt. Die Analyse des Facettenrasters ergab, dass vom posterioren Augenrand aus einige nicht durchgehende z-Reihen in Richtung zum anterioren Augenrand eingeschoben sind. Die gut erkennbaren "Auslaufstellen" können als Marker für die Orientierung auf der Facettenoberfläche benutzt werden. Zusätzlich sind die z-Reihen auf der Replika numeriert und die Lageparameter des Auges festgelegt worden (Abb.38a). Für die Abgrenzung der dorsalen von der ventralen Retina bezüglich der Rhabdomgeometrie wurde eine Serie von 1µm-Tangentialschnitten in der Region zwischen der 45.-85. z-Reihe (vom dorsalen Rand aus gezählt) angefertigt und im LM fotografiert. Auf den erhaltenen Plänen konnten die eingeschobenen z-Reihen als Markerlinien eingezeichnet und die dazwischen liegenden z-Reihen anhand dieser Markierungen entsprechend der Replikavorlage numeriert werden. In einer Serie von Ultradünnschnitten durch die distale Retina im Bereich der Augenmitte konnte anschliessend die Orientierung der Rhabdomquerachse an der distalen Rhabdomspitze der meisten Ommatidien zwischen der 65. und 79. z-Reihe im EM analysiert und auf einen LM-Plan übertragen werden. Nachher erfolgte die Übertragung aller analysierten dorsalen, intermediären und ventralen Retinulatypes in der untersuchten Zone auf eine originalgetreue, schematisierte Kopie der Replikavorlage (Abb.38b). In dieser Übergangszone zwischen den dorsalen und ventralen Retinulatypes innerhalb der 65.-79. z-Reihe überwiegen am anterioren Augenrand zahlenmässig die dorsalen Rhabdomtypen, doch herrschen im posterioren Randbereich, der bis auf die ersten elf Randreihen vollständig analysiert worden ist, die ventralen Rhabdomtypen vor. Als intermediäre Retinulatypes werden aufgrund der Rhabdomgeometrie solche definiert, in denen keine Rhabdomquerachse ausgebildet ist.



Abb.38a: Lackabzug der enthaarten Corneaoberfläche eines linken Auges. Die z-Reihen sind in 10er-Intervallen von dorsal nach ventral numeriert. Die vom posterioren Rand her eingeschobenen, nicht durchgehenden z-Reihen (und an einer Stelle ein zwischen zwei z-Reihen isoliertes Ommatidium) sind je mit einem Pfeil bezeichnet und die "Auslaufstellen" mit schwarzen Punkten markiert. d: dorsal, a: anterior, v: ventral, p: posterior. (Masseinheit: 200um)

Abb.38b: Übergangszone zwischen dorsaler (rechteckiger) und ventraler (runder) Rhabdomgeometrie innerhalb der 64.-79. z-Reihe (vom dorsalen Achsenursprung [Z°] aus gezählt). Halbschematische Kopie der Corneareplika (s.Abb.38a). Das Schema links zeigt die Situation an der distalen Rhabdomspitze anhand eines dorsalen [oben] und eines ventralen [unten] Y-Typs mit der entsprechenden Ausrichtung der Rhabdomquerachse [RQA]. In der Übergangszone sind die dorsalen Rhabdomtypen mit je einem senkrechten Strich und die ventralen Typen mit je einem schwarzen Punkt markiert. Die Pfeile bezeichnen die vom posterioren Augenrand her eingeschobenen, nicht durchgehenden z-Reihen. Die "Auslaufstellen" von drei eingeschobenen z-Reihen sind je mit einer Sternsignatur speziell hervorgehoben worden, weil sie auf der gleichen y-Achse liegen und in dieser Musterkonstellation als Marker in der LM- und EM-Tangentialschnittserie verwendet werden konnten. Die Abgrenzung dieser Übergangszone am posterioren Rand ist unvollständig. Zwei bei frontaler bzw. lateraler Ansicht genau auf den Horizont blickende Ommatidien sind je durch ein Kreissymbol speziell markiert (vgl. Abb.39). d: dorsal, a: anterior, v: ventral, p: posterior

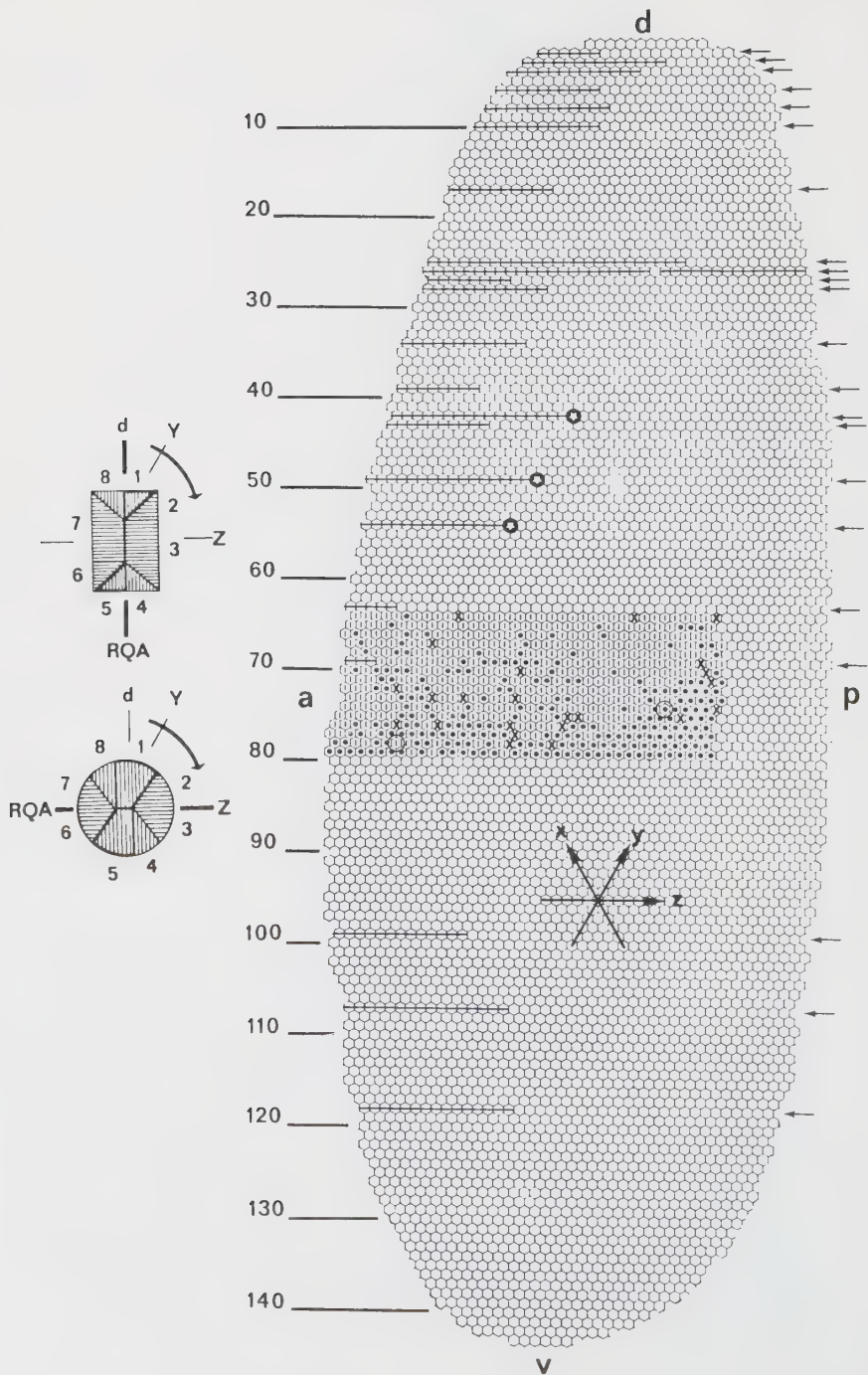


Abb.38b: Legende auf S.91.

3.6. Bestimmung des Augenhorizontes bei natürlicher Kopfhaltung

Im Raster-EM wurden drei Bienenköpfe bei natürlicher Kopfhaltung (s. Methode, Abschnitt 5) aus exakt horizontaler Richtung fotografiert. In den Abbildungen lassen sich die senkrecht zur Bildebene ausgerichteten Augenhaare, die annähernd parallel zur optischen Achse der unmittelbar daran angrenzenden Ommatidien angeordnet sind (NEESE, cit. in von FRISCH, 1965, S. 193) und bei dieser Augenstellung in der Horizontebene liegen, durch Abzählen der z-Reihen in ihrer Lageposition festlegen.

Der mittlere Augenhorizont liegt in der 67. z-Reihe (+ 2.86 z-Reihen), vom ventralen Achsenursprung [Z°] aus gemessen ($n=6$). Bei einer durchschnittlichen Anzahl von 145 z-Reihen im Auge entspricht dies der 78. z-Reihe, vom dorsalen Ursprungsort aus gezählt. Bei lateralen Ansicht liegt der Augenhorizont in der mittleren Höhe der 70. z-Reihe vom ventralen bzw. in der 75. z-Reihe, vom dorsalen Achsenursprung [Z°] aus gemessen (Abb. 39a). Bei frontaler Ansicht und genau symmetrischer Ausrichtung der beiden Augen befindet sich der Horizontkreis im Mittel in der 66. z-Reihe (vom ventralen Ursprungsort aus gemessen) oder 79 z-Reihen vom dorsalen Rand entfernt (s. Abb. 4d). Anhand des Pseudopupillenphänomens unter antidromen Beleuchtungsbedingungen (s. Methode) wurde wiederum bei natürlicher Kopfstellung und bei frontaler Ansicht die Lage dieser Horizontebene nachgeprüft und die vorliegenden Befunde bestätigt. Die Lage der Pseudopupille konnte bei exakt horizontaler Augenposition im Zentrum eines Goniometers mit einer Präpariernadel, die mit Hilfe eines Mikromanipulators vorwärts bewegt wurde, markiert werden. Nach der Fixation mit 2.5% Glutaraldehydlösung in 0.1M Cacodylatpuffer wurde das Auge im Raster-EM fotografiert und die markierte Stelle in der Abbildung lokalisiert. Der Horizontkreis liegt in der 64./65. z-Reihe (vom ventralen Ursprung aus gezählt; Abb. 39b).

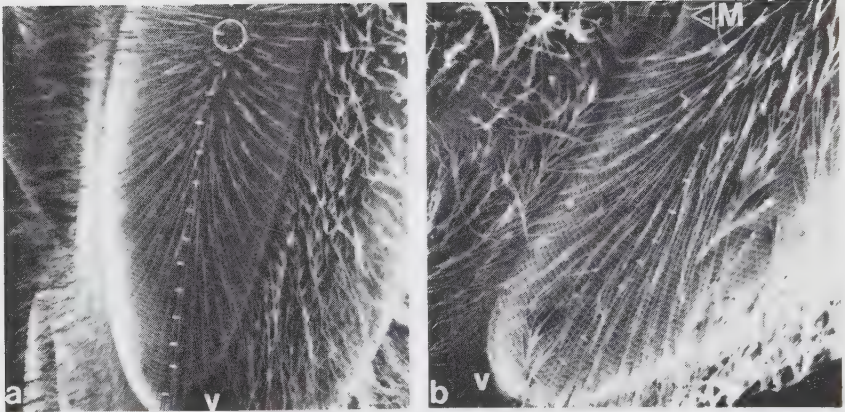


Abb.39: Bestimmung des Augenhorizontes bei natürlicher Kopfhaltung. [a] Raster-EM-Aufnahme eines um 90° zur vertikalen Symmetrieebene des Kopfes gedrehten linken Auges (laterale Ansicht), das aus exakt horizontaler Richtung fotografiert worden ist. Der Augenhorizont liegt in Höhe desjenigen Augenhaars, das annähernd senkrecht zur Bildebene angeordnet ist [Kreissignatur], d.h. in der 70. z-Reihe (vom ventralen Ursprungsort [Z°] aus gemessen) bzw. in der 75. z-Reihe (bezüglich des dorsalen Augenrandes und bei einer mittleren Anzahl von 145 z-Reihen pro Auge). [b] Eine in Horizontposition bei antidromer Beleuchtung erkennbare Pseudopupille wurde mit einer Nadel angestochen. Bei dieser Kopfhaltung sind die drei sphärischen Koordinaten am Goniometer folgendermassen festgelegt: $\varphi = 0^\circ$, $\vartheta = 0^\circ$ und $\zeta = 0^\circ$. Das markierte Auge wurde anschliessend im Raster-EM fotografiert und die Lageposition des Markers [M] ausgemessen: Bei frontaler Ansicht liegt der Augenhorizont im untersuchten Auge in der 64./65. z-Reihe (vom ventralen Achsenursprung [Z°] aus gemessen). Die Striche markieren jede 5. z-Reihe zwischen der Markierung und dem ventralen (v) Augenrand.

4. Verifizierung der Rhabdomdrehung

4.1. Mögliche Artefakte, die eine Rhabdomdrehung entstehen lassen könnten

Bei der Präparation der Bienenköpfe und der Anwendung der konventionellen EM-Fixationstechnik wurde besondere Sorgfalt dafür verwendet, einerseits mechanische Deformationen der Hirnteile sowie der Kopfkapsel zu vermeiden und andererseits eine möglichst optimale Strukturhaltung in der Retina zu erzielen. Da in vielen Fällen die Anwendung bestimmter histologischer Methoden zu einem wesentlichen Teil auf empirischer Erfahrung beruht, bedürfen diejenigen Faktoren, die zu einer möglichen Artefaktentstehung beitragen könnten, einer sorgfältigen Überprüfung. Im vorliegenden Fall geht es um die Diskussion der Rhabdomdrehung als Artefakt.

Aufgrund der angestellten Vergleiche wird eine optimale Strukturhaltung in der Retina erzielt, wenn für die Fixation das von KARNOVSKY (1965) vorgeschlagene Verfahren modifiziert wird (s. Methode) und die Fixationslösung entsprechend der Grösse der Bienenköpfe während 3-5 Std. bei 6°C auf das Gewebe einwirken kann. Dabei muss berücksichtigt werden, dass die Retina erst im Verlaufe dieser Zeitspanne stabilisiert wird. Ein anderer wichtiger Faktor ist die richtig gewählte Osmolalität der verwendeten Lösungen. Hypotonische Lösungen könnten zu Schrumpfungen des Gewebes und im Extremfall zu einer Verkürzung der Ommatidienlänge führen. Die mit Hilfe eines Osmometers auf 550 mOsm eingestellten Fixations- und Cacodylatpufferlösungen besitzen die gleiche Osmolalität wie die Bienenringerlösung und ergeben bezüglich der Strukturhaltung optimale Fixationsergebnisse.

Um mechanische Deformationen zu vermeiden, wurden die Köpfe bei der Präparation nicht halbiert, sondern in der Kopfkapsel mit einer scharfen Rasierklinge je ein anteriores und posteriores "Fenster" eröffnet und die Luftsäcke sowie die

Futtersaftdrüsen soweit wie möglich entfernt, um ein schnelleres Eindringen der Lösungen zu gewährleisten. Ein Nachlassen der Gewebespannung innerhalb der Retina erscheint aufgrund der vorsichtigen Präparationstechnik unwahrscheinlich.

Bei der Anwendung zweier anderer Fixationstechniken, der Gefriersubstitution und der Gefrierätztechnik, wird die zeitliche Dauer der Gewebestabilisierung stark herabgesetzt. Ein weiterer Vorteil dieser beiden Techniken liegt in der schonenden Behandlung des Gewebes durch die hier verwendeten chemischen Substanzen.

Mit Hilfe dieser beiden Alternativ-Methoden wird die Rhabdomdrehung in der dorsalen Retina überprüft (vgl. Methode, Abschnitt 5 und 6).

4.2. Anwendung der Gefriersubstitutionstechnik

Wie beim bekannten Gefriertrocknungsverfahren (GEYER, 1973, S. 32, 33) wird auch bei der Gefriersubstitutionstechnik das Gewebe zuerst schnell eingefroren. Das im Gewebe festgehaltene Eis wird anschliessend durch Substituieren mittels eines Eis-auflösenden Mediums wieder entfernt. Ein Vorteil bei der Anwendung dieses Verfahrens liegt in der relativ guten Strukturhaltung. Diese Technik erlaubt zudem die Herstellung von Schnittserien, d.h. die untersuchten Schnitte können bei genau definierter Schnitttiefe bezüglich der distalen Rhabdomspitze im LM oder im EM analysiert werden.

Für die Nachprüfung der Rhabdomdrehung mittels dieser Technik wurden sowohl dorsale Augenhälften (in den Serien 1-4) als auch ganze Augen (in der Serie 5) ohne Glycerinzusatz eingefroren. Nach Substitution des Eises, Stabilisierung und Plastikeinbettung liess sich die Rhabdomdrehung in EM- (Abb. 40) und in LM-Schnittserien (Abb. 41) überprüfen. Die in Abschnitt 3.3.1. nachgewiesene Rhabdomdrehung in der dorso-posterioren Retina konnte bei Anwen-

dung dieser Gefriersubstitutionstechnik aufgezeigt werden. Für beide Rhabdomtypen wurde innerhalb der 48.-56. z-Reihe (vom dorsalen Ursprungsort [2°] aus gemessen) eine mittlere Drehrate von $0.87^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ berechnet (s.Tab.3). Bei Anwendung der konventionellen EM-Präparationstechnik wurde in der 16.-24. z-Reihe (vom dorsalen Ursprungsort aus gezählt) eine mittlere Twistrate für beide Rhabdomtypen von $1.06^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ nachgewiesen (WEHNER et al., 1975). Ebenfalls bei Anwendung der konventionellen EM-Präparationstechnik bestimmte ich für die untersuchten Retinulae in der 128.-131. z-Reihe (bezüglich des dorsalen Ursprungsortes) eine mittlere Twistrate von $0.83^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ für beide Rhabdomtypen (s.Tab. 5). Ein Vergleich der beiden zuletzt erwähnten Resultate zeigt, dass die Twistrate in der dorsalen Region mit ihren etwas kürzeren Retinulae (vgl. Abb.47) grösser als in der ventralen Region ist. Der Betrag der Twistrate, der bei Anwendung der Gefriersubstitution erhalten wurde, ist bezüglich der Lage der untersuchten Augenregionen etwas kleiner als erwartet. Aufgrund des relativ geringen Abstandes der mittels Gefriersubstitution untersuchten Augenregion zum dorsalen Bereich, der mit konventioneller EM-Technik analysiert wurde, müsste der Betrag der mittleren Twistrate statt der erhaltenen $0.87^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ näher bei $1.06^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ liegen, wenn statt der Gefriersubstitution die konventionelle EM-Technik angewendet worden wäre. Der erhaltene Unterschied ist daher möglicherweise methodisch bedingt.

In allen fünf Serien, die nach dem Gefriersubstitutionsverfahren untersucht wurden, konnte eine Rhabdomdrehung in der dorsalen Augenregion eindeutig nachgewiesen werden.

Abb.40: Verifizierung der Rhabdomdrehung mittels der Gefriersubstitutionstechnik in der dorsalen Augenhälfte (Ref.: Serie 2). Die Abbildung zeigt einen EM-Tangentialschnitt in den Kernregionen der Typ I- und der Typ II-Zellen. Einzelne Kerne (N I bzw. N II) können aufgrund der runden Form der "leeren" Strukturen im Zellkörper von Sehzellen identifiziert werden. Die Distanz zur distalen Rhabdomspitze beträgt 70-75 μm . Unter der Voraussetzung einer dorso-ventralen Ausrichtung der Rhabdomquerachse in den einzelnen Ommatidien an der distalen Rhabdomspitze lässt sich in dieser Schnitttiefe eine Rhabdomdrehung eindeutig nachweisen. Der punktierte Kreis markiert eine einzelne Retinula. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Rhabdomdrehung. Die hellen Strukturen in den Zellkörpern werden als nicht substituierte Eiskristalle gedeutet. Linkes Auge. (Masseinheit: 10 μm)



Abb.40: Twistverifizierung mittels der Gefriersubstitutionstechnik.
(Legende zur Abb. auf S.97)

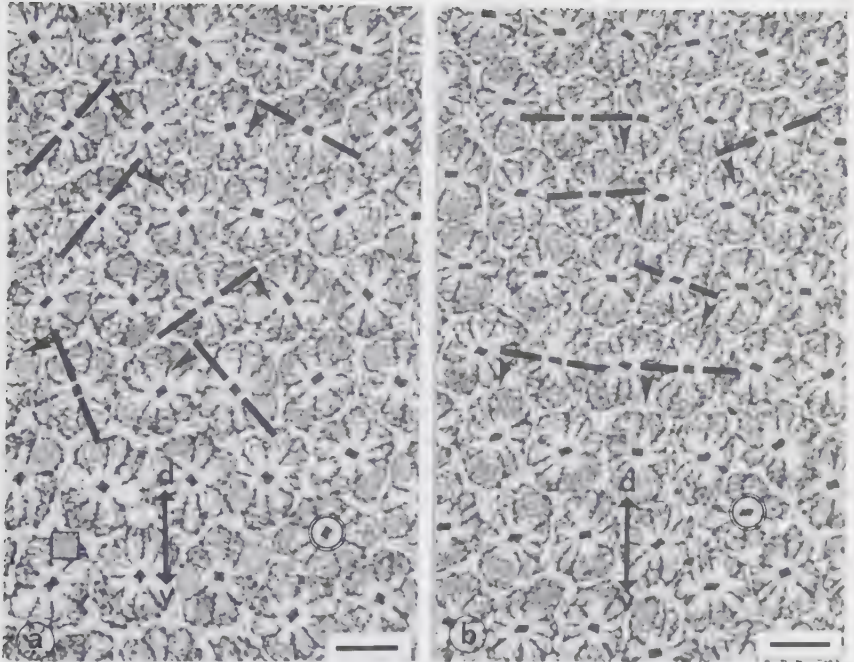


Abb.41: Twistverifizierung in der dorso-posterioren Augenregion mittels der Gefriersubstitutionstechnik. LM-Tangentialschnittserie durch ein linkes Bienenauge, das für die systematische Untersuchung der Rhabdomdrehung verwendet wurde (s.Abschnitt 3.3.1). [a] in 65µm Distanz zur distalen Rhabdomspitze liegt der Kernhorizont der Typ I- bzw. Typ II-Zellen. Die Rhabdomquerachsen in den beiden Rhabdomtypen zeigen eine Abweichung von 30-40° bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung (im Gegenuhrzeigersinn bzw. im Uhrzeigersinn). [b] In 110µm Distanz von der Rhabdomspitze (Kernregion der Typ III-Zellen) beträgt die Rhabdomdrehung in den beiden Twisttypen bereits 85-110° bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung. Als Marker in der Schnittserie diente ein eindeutig identifizierbares, isoliert zwischen zwei z-Reihen liegendes Ommatidium (Doppelkreis). Schwarze Striche: Ausrichtung der Rhabdomquerachse bzw. Orientierung der Mikrovilli-Richtung in den Typ I-Zellen. Pfeil: Richtung der Rhabdomdrehung. Die Zellkerne sind in einzelnen Sehzellen (Typ III-Zellen) als runde Einschlüsse zu erkennen (Quadrat in [a]: Kernbeispiel). d: dorsal, v: ventral. (Masseinheit: 10µm)

4.3. Anwendung der Gefrierätztechnik

Wie bei der Gefriersubstitution werden auch bei diesem Verfahren die verwendeten dorsalen Augenhälften zunächst schnell eingefroren, so dass das Gewebe innert kürzester Zeit stabilisiert wird. Diese Methode ist technisch ebenfalls recht aufwendig und erfordert wiederum eine spezielle Apparatur. Nachteile gegenüber dem zuerst beschriebenen Verfahren liegen bei der gegebenen Fragestellung darin, dass das eingefrorene Objekt im Hochvakuum mit einem gekühlten Messer (s. Methode) in nicht exakt vorausbestimmbarer Tiefe gebrochen wird, d.h. keine genaue Tiefenangabe erhältlich ist, und zudem auch keine Schnittserien vom gleichen Auge hergestellt werden können. Andererseits ist die Strukturhaltung ausserordentlich gut, da die eingefrorenen Augenhälften zu Beginn der Präparation nur in Cacodylatpuffer und ohne Zugabe von Glycerin inkubiert wurden. Abb.42 zeigt die dorsale Rhabdomgeometrie und die verschiedenartigen Organellen in den Sehzellen. Charakteristisch für die dorsale Retina ist vor allem der rechteckige Rhabdomquerschnitt. Unter der Voraussetzung, dass die Rhabdomquerachse der einzelnen Ommatidien an der distalen Rhabdomspitze in dorso-ventraler Nullrichtung orientiert ist, lässt sich auch bei Anwendung dieser Methode eine Rhabdomdrehung nachweisen (Abb.43).

Als zusätzliches Beweismittel für eine systematische Rhabdomdrehung in der 8er-Region können auch Abdrücke von Brüchen entlang der Rhabdomlängsachse herangezogen werden. Diese sind jedoch aus präparativen Gründen in den meisten Fällen nur über eine kurze Längsausdehnung herstellbar, so dass sich damit eine vorliegende Rhabdomdrehung nicht eindeutig nachweisen lässt. Abb.44 zeigt ein solches Rhabdomfragment, das in der Richtung der Längsachse gebrochen werden konnte. Abb.45 stellt in einer Detailvergrößerung aus Abb.44 die orthogonale Anordnung der beiden Mikrovilli-Populationen im Rhabdom dar.

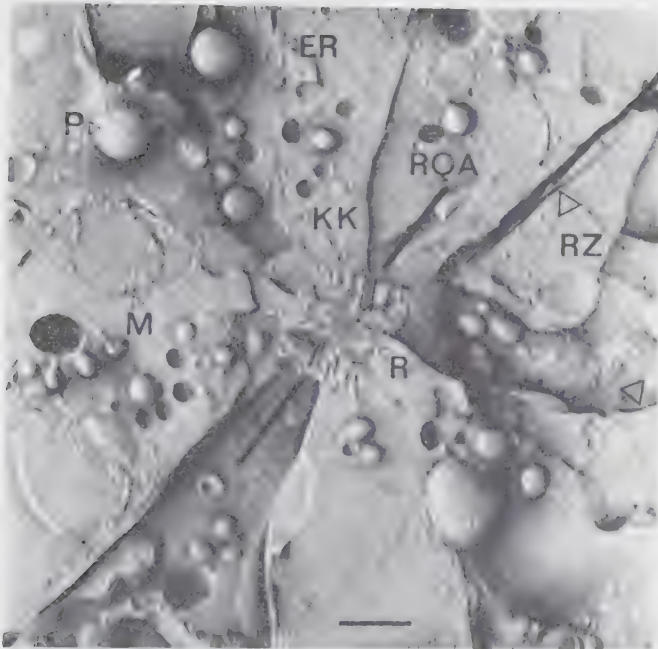


Abb.42: Gefrierätzabdruck einer dorsalen 8er-Retinula mit charakteristischem, rechteckförmigen Rhabdomquerschnitt. P: Pigmentgranula in der RZ, R: Rhabdom mit Mikrovillienordnung, RQA: Ausrichtung der Rhabdomquerachse, RZ: Retinulazelle, KK: Kristallkegelfortsatz, M: Mitochondrium, ER: Endoplasmatisches Retikulum. (Masseinheit: 1 μm)

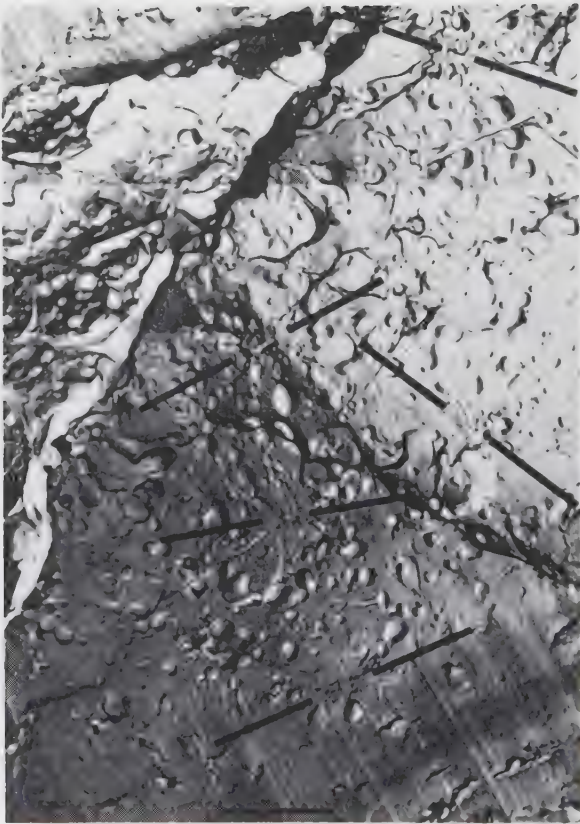


Abb.43: Verifizierung der dorsalen Rhabdomdrehung proximal der distalen Rhabdomspitze (Brennebene). Die Orientierung der einzelnen Rhabdomquerachsen (durch schwarze Striche dargestellt) weicht von der parallelen Anordnung in der dorso-ventralen Ausgangsrichtung in der Brennebene ab (Ref.: Serie 1). (Masseinheit: 5 μ m)

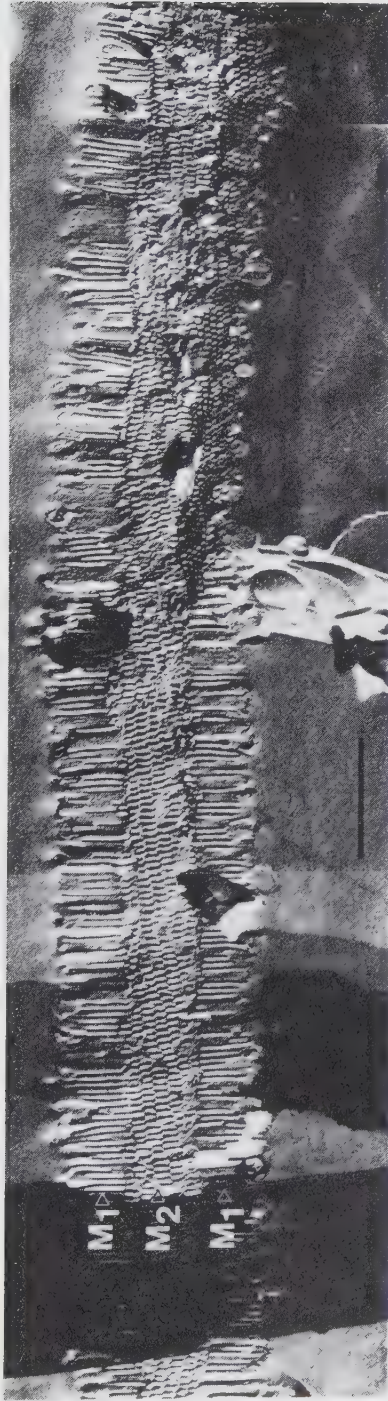


Abb. 44: Gefrierätzabdruck eines Bruches entlang der Rhabdomlängsachse in einer dorsalen Retinula. Aufgrund der kurzen Längsausdehnung des vorliegenden Rhabdomfragmentes lässt sich diese Abbildung nicht als zusätzliches Beweismittel für eine systematische Rhabdomdrehung in der 8er-Retinula verwenden. Der vorliegende Gefrierätzabdruck zeigt jedoch die Anordnung der beiden orthogonal zueinander ausgerichteten Mikrovilli-Populationen [M 1 und M 2]. (Masseinheit: 1 μ m)

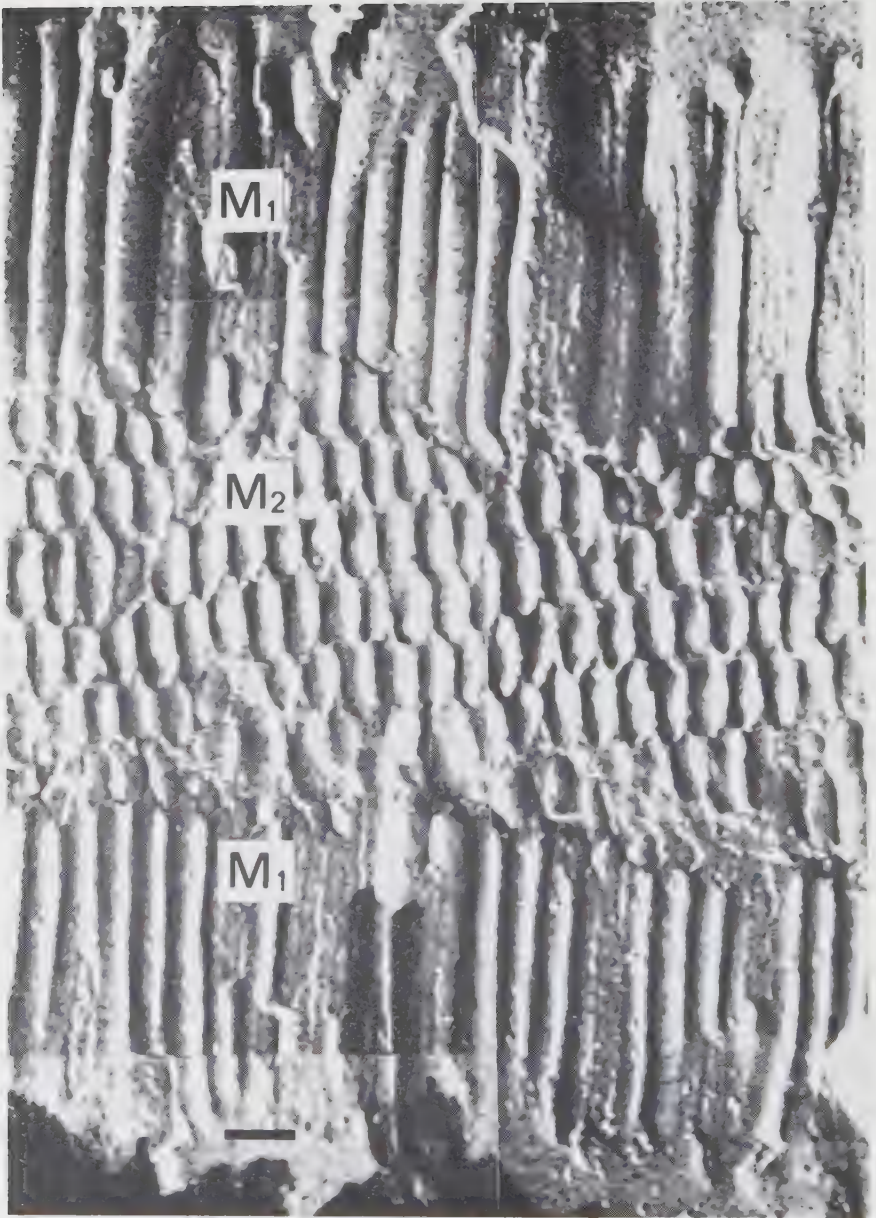


Abb.45: Gefrierätz-Abdruck eines Bruches entlang der Rhabdomlängsachse. Die eine der beiden orthogonal zueinander orientierten Mikrovilli-Populationen ist entlang ihrer Längsachse (M 1), die andere quer dazu (M 2) getroffen worden. Detailvergrößerung aus Abb.44. (Masseinheit: 0.1 μm)

5. Untersuchung des ventralsten Augenrandbereiches

Gibt es als Antipoden zur vorgestellten 9er-Region am dorsalsten Augenrand eine ebenfalls aus unverdrillten Retinulae aufgebaute Region am ventralsten Augenrand? Um diese Frage zu beantworten, sind schräg geführte LM-Tangentialschnittserien durch den ventralsten Augenrandbereich gelegt worden. Ein Vergleich von zwei Schnitten der gleichen Serie aus verschiedener Tiefe zeigt, dass die Retinulae in dieser Randzone aus acht langen und einer kurzen, basalen Retinulazelle aufgebaut sind. Als Kriterium für die basale 9. Zelle wurde deren proximalst gelegener Nucleus herangezogen. Zudem zeigen die in Abb.46 dargestellten Retinulae eine systematische Rhabdomdrehung. Der gesamte Drehbetrag in Randnähe dürfte bei annähernd 270° liegen. Im basalsten Retinabereich können die senkrecht zu den Typ I-Zellen angeordneten Typ III-Zellen aufgrund ihrer relativ grössten Zellflächen eindeutig identifiziert und die Ausrichtungen der Rhabdomquerachsen anhand der bekannten Symmetrieeigenschaften in der 8er-Retinula annähernd parallel zur Mikrovilli-Richtung der UV-Zelle Nr.9 festgelegt werden. Da die Mikrovilli dieser basalen 9. Zelle bei ihrem Eintritt in den Rhabdomerverband die gleiche Orientierung aufweisen wie die Mikrovilli der ersetzten UV-Zelle Nr.1 oder 5, bleibt beim Austritt der beiden langen UV-Zellen aus dem Rhabdom die Kontinuität in der Ausrichtung der Rhabdomquerachse bezüglich des Bezugssystems erhalten. Die Rhabdomdrehung der in verschiedenen Tiefen getroffenen Retinulae zeigt in den angeschnittenen Reihen die relativ gleichen Beträge wie diejenige in einem einzelnen Randommatidium in den entsprechenden Schnittiefen bezüglich der distalen Rhabdomspitze. Die hier eingezeichnete Bezugsachse liegt senkrecht zu der von GRUNDLER (1974) definierten Rhabdomquerachse und entspricht damit in ihrer Ausrichtung der Mikrovilli-Richtung der beiden UV-Zellen Nr.1 und 5 bzw. derjenigen der basalen UV-Zelle

Nr.9. Ein Drehbetrag von annähernd 270° konnte aufgrund der Analyse der LM- und EM-Tangentialschnitte dieser Serie durch die ventralste Randzone bestätigt werden. Folglich lässt sich am ventralsten Augenrand keine mit der spezialisierten 9er-Region im dorsalsten Randbereich vergleichbare Struktureigentümlichkeit im Retinulabau nachweisen.

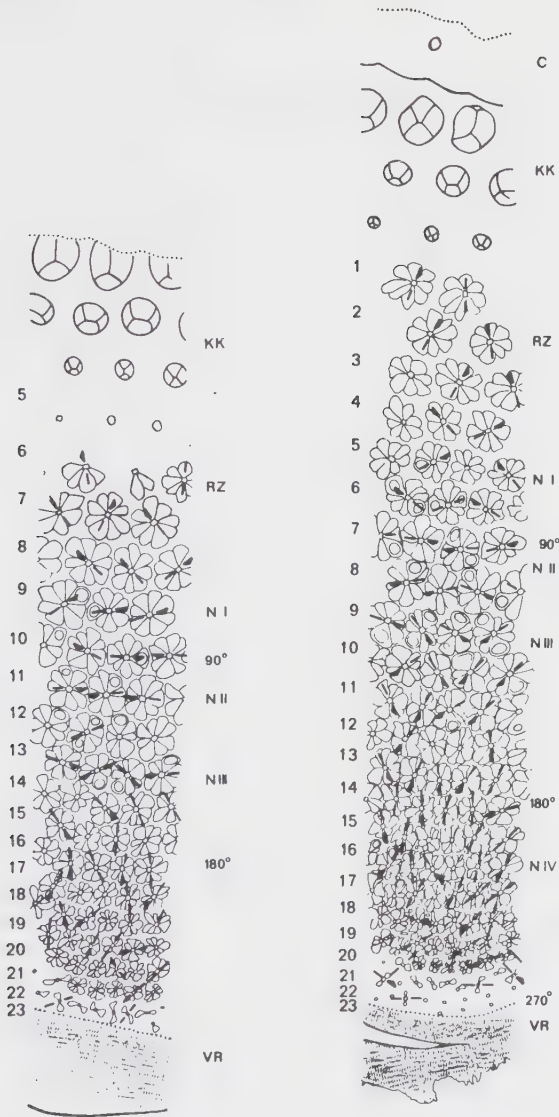


Abb.46: Darstellung des ventralsten Augenrandbereiches. Die beiden in verschiedenen Schnittiefen ausgewählten, schräg gelegten LM-Tangential-schnitte aus der gleichen Serie zeigen, dass diese Randzone aus Retinulazellen gebildet wird, die von acht langen und einer kurzen, basalen Retinulazelle aufgebaut sind. Zudem lässt sich auch hier eine systematische Rhabdomdrehung feststellen, deren proximalster Drehbetrag gegenüber der dorso-ventralen Ausgangsrichtung an der distalen Rhabdomspitze bei annähernd 270° liegt. VR: ventralster Augenrand, KK: Kristallkegel, RZ: Retinulazelle, N I, II, III, IV: Kernhorizont des entsprechenden Zelltyps, 90°, 180°, 270°: Drehbetrag der schwarz markierten Bezugsachse (die breite Pfeilspitze gibt die Richtung der Rhabdomdrehung an). Mittlere Retinulalänge in Randnähe: 339µm (vgl. Abb.47).

Teil B: Regionaler Vergleich der Retinulabaupläne

Die Sehzellen im Bienenauge können aufgrund der Kernlage bezüglich der distalen Rhabdomspitze in 3 Zelltypen und eine zusätzliche basale Sehzelle Nr.9 eingeteilt werden (PHILLIPS, 1905; GRIBAKIN, 1967b). In diesem Kapitel wird untersucht, ob sich die Sehzellen auch hinsichtlich anderer Struktureigentümlichkeiten in dieses Schema einordnen lassen. Zu diesem Zweck werden die folgenden Parameter statistisch ausgewertet: die Rhabdomerflächen, die Mikrovilli-Zahlen, die Cytoplasmabereiche und der Gehalt an Pigmentgranula. Die Mittelwerte (und Standardabweichungen) dieser Messreihen werden bezüglich der Situation an der distalen Rhabdomspitze miteinander verglichen. Ein erster Vergleich gilt den UV-Sehzellen innerhalb einer Retinula, ein zweiter den Unterschieden zwischen den drei untersuchten Augenregionen. Später werden diese Typ I-Zellen den anderen Zelltypen gegenübergestellt. Sind charakteristische Strukturmerkmale innerhalb eines Zelltyps mit einer funktionellen Komponente korreliert?

1. Bestimmung der mittleren Retinulalänge entlang der Augenlängsachse

Anhand von sechs Längsschnitten durch die Retina entlang der Augenlängsachse wurde die mittlere Retinulalänge in Abständen von je 10 z-Reihen vom dorsalen zum ventralen Augenrand bestimmt. Sie nimmt von $185\mu\text{m}$ in der ersten dorsalen z-Reihe bis auf $339\mu\text{m}$ in der 145. z-Reihe am ventralen Augenrand zu. In der Augenmitte beträgt sie $276\mu\text{m}$ innerhalb der 70. z-Reihe und $280\mu\text{m}$ innerhalb der 80. z-Reihe. Die grösste Zuwachsrate zeigt sich von $280\mu\text{m}$ in der 110. z-Reihe über $300\mu\text{m}$ in der 120. z-Reihe bis zu $326\mu\text{m}$ in der 130. z-Reihe (s.Tab.1, Teil D). Die Ausrichtung der dargestellten Ommatidienlängsachsen in den untersuchten 10er z-Reihen wurde nach der Methode von BAUMGÄRTNER (1928) bestimmt (Abb.47).

2. Vergleich der Twistraten in der dorsalen und in der ventralen Region

Ein Vergleich der mittleren Rhabdomdrehung in den beiden systematisch untersuchten Augenbereichen zeigt, dass in der ventralen Retina (128.-131. z-Reihe vom dorsalen Ursprungsort aus gezählt) eine 180° -Abweichung der beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung erst in einer Distanz von annähernd $220\mu\text{m}$ bezüglich der distalen Rhabdomspitze erreicht wird (s.Tab.5), während der gleiche Drehbetrag in der dorso-posterioren Region (48.-56. z-Reihe vom dorsalen Achsenursprung aus gemessen) bereits in einer Schnitttiefe von ca. $160\mu\text{m}$ vorliegt (s.Tab.3). Beide Rhabdomtypen drehen in der untersuchten ventralen Region bei einer Retinulalänge von $300\text{--}310\mu\text{m}$ mit einer Drehrate von $0.88^\circ.\mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.10^\circ$) im X-Typ bzw. $0.77^\circ.\mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.09^\circ$) im Y-Typ etwas langsamer als die beiden dorso-posterior gelegenen Rhabdomtypen, deren mittlere Drehrate bei $250\text{--}260\mu\text{m}$ Retinulalänge $0.91^\circ.\mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.33^\circ$) im X-Typ und $0.83^\circ.\mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.29^\circ$) im Y-Typ beträgt (Abb.48).

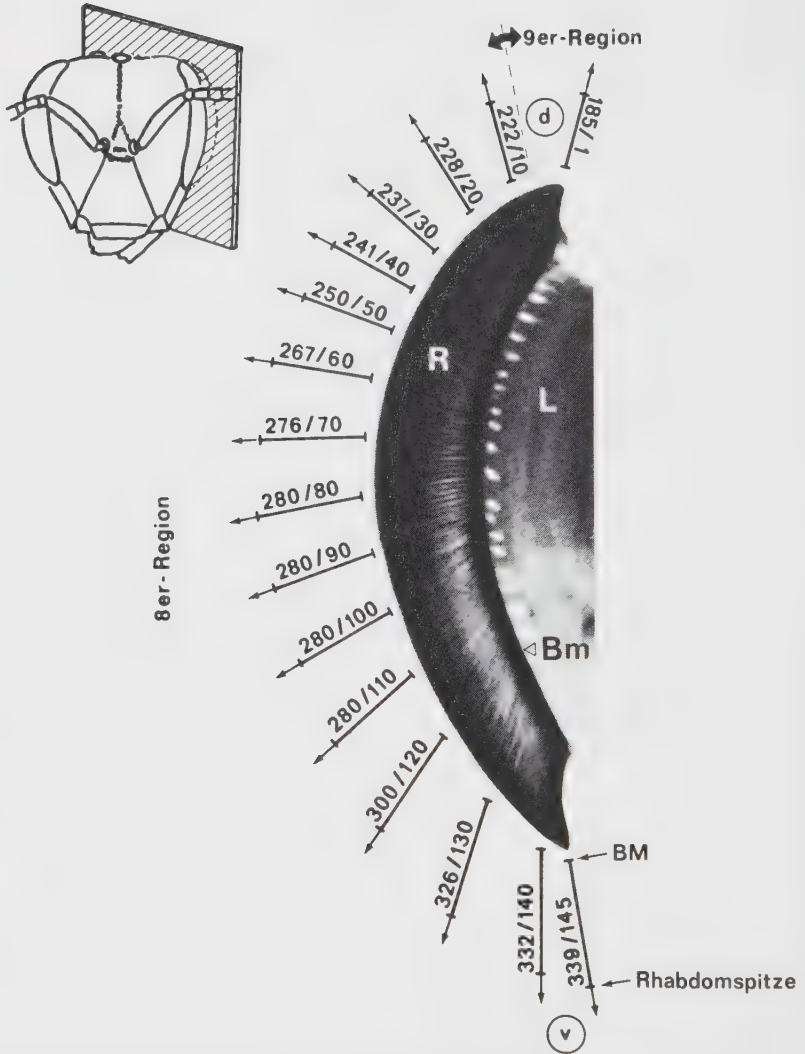


Abb.47: Darstellung der mittleren Retinulalängen in Abständen von je 10 z-Reihen vom dorsalen zum ventralen Augenrand. Die Messungen sind in sechs Längsschnitten entlang der Augenlängsachse (vgl. Skizze) durchgeführt worden. Der Vektor bezeichnet die Ausrichtung der Ommatidienlängsachse in der betreffenden z-Reihe. Das Streckenmass entspricht der betreffenden Retinulalänge in μm und ist durch einen Schrägstrich von der Anzahl der z-Reihen abgetrennt.

d: dorsal, v: ventral, R: Retina, BM: Basalmembran, L: distaler Laminabereich.

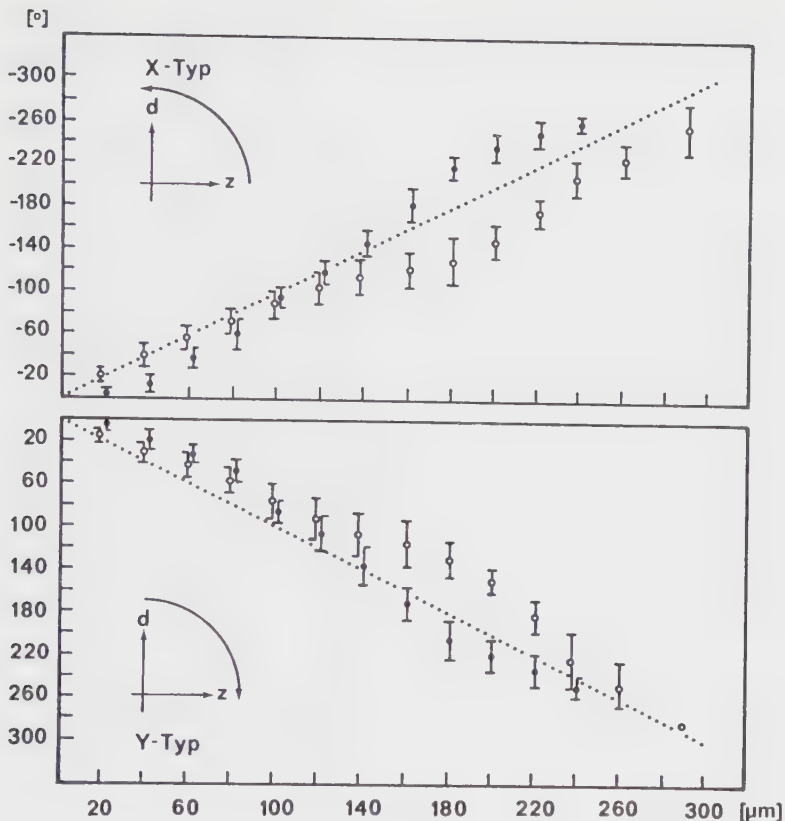


Abb.48: Vergleich der mittleren Rhabdomdrehung in der dorsalen [$\bullet$] und in der ventralen [$\circ$] Retina. Obere Kurve: Mittelwerte und Standardabweichungen von 16 dorsalen und 18 ventralen X-Typen. Untere Kurve: Mittelwerte und Standardabweichungen von 12 dorsalen und 10 ventralen Y-Typen. Die Abweichung der Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen von der dorso-ventralen Nullrichtung an der distalen Rhabdomspitze (Ordinate) ist gegen die Retinulalänge (Abszisse) aufgetragen. Dorso-posteriore Region: 48.-56. z-Reihe bezüglich dem dorsalen Achsenursprung [Z°], 18.-25. y-Randreihe; Retinulalänge: 250-260 μm . Ventrale Region: 128.-131. z-Reihe vom dorsalen Ursprung aus gezählt; Retinulalänge: 300-310 μm . Ref.: Abb.27 bzw. 36.

3. Vergleich der Lagepositionen der mittleren Kernhorizonte in der dorsalsten 9er-, der dorsalen 8er- und der ventralen 8er-Region

In der 9er-Retinula, die aus neun langen Sehzellen aufgebaut wird, liegen alle Kerne in der distalen Retinulahälfte. In der 8er-Retinula befinden sich die Kerne der acht langen Sehzellen ebenfalls in der distalen Hälfte, der Kern der kurzen, basalen Zelle Nr.9 dagegen liegt, obwohl er innerhalb des Cytoplasmabereiches auch in distaler Position anzutreffen ist, in der proximalen Retinulahälfte. Die mittleren Kernhorizonte der einander entsprechenden Rezeptortypen können anhand einer Verhältniszahl, die sich aus der mittleren Distanz zwischen dem Kernhorizont des betreffenden Rezeptortyps und der distalen Rhabdomspitze dividiert durch die mittlere Retinulalänge berechnen lässt, unmittelbar miteinander verglichen werden. Diese Verhältniszahl ist im Mittel umso kleiner, je grösser die Retinulalänge ist (s.Tab.8; Teil D). Da die Retinulalängen vom dorsalen zum ventralen Augenrand zunehmen, liegen die Kernhorizonte der in den drei verglichenen Regionen sich entsprechenden Rezeptortypen ventral relativ distaler als in den dorsalen Augenregionen (Abb.49).

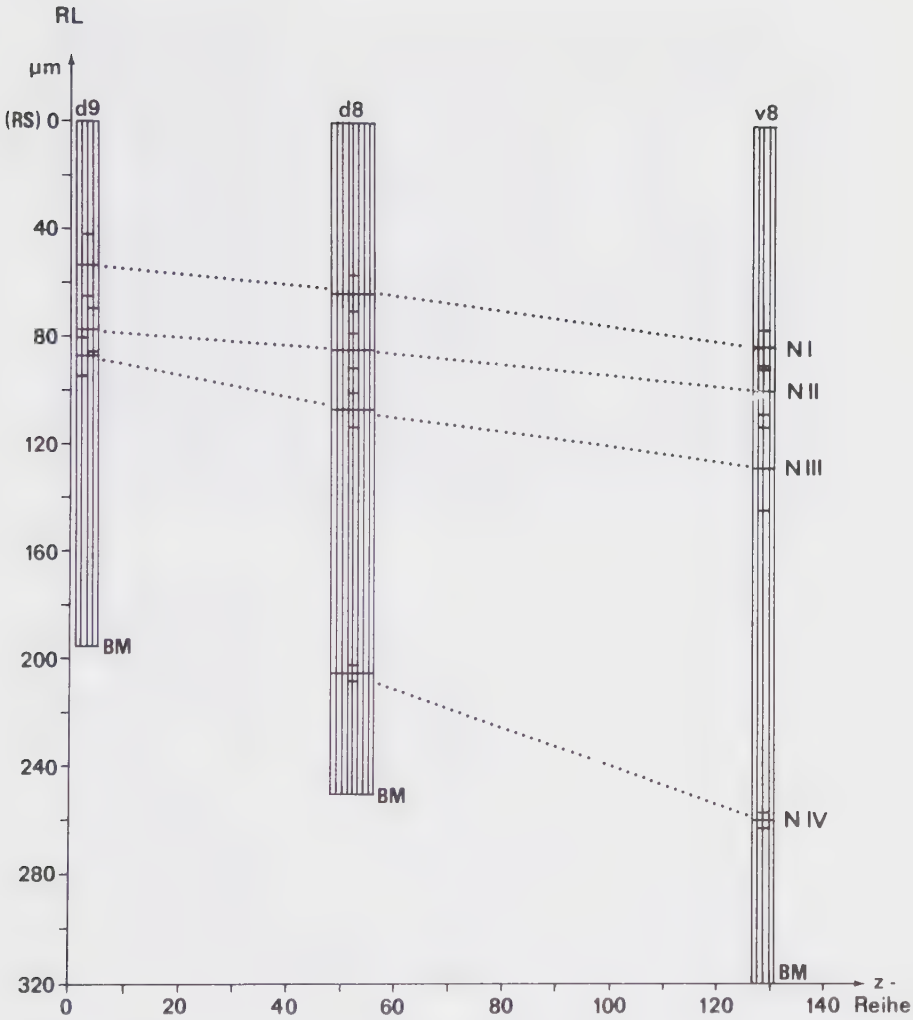


Abb.49: Vergleich der Kernlagen [N I, N II, N III und N IV ¹⁾] in den drei untersuchten Retinulatypen d9 [dorsale 9er-Retinula, mittlere Retinulalänge (RL; Ordinate) in der 1.-5. z-Reihe (Abszisse): 195µm], d8 [dorsale 8er-Retinula, mittlere RL in der 48.-56. z-Reihe: 250µm] und v8 [ventrale 8er-Retinula, mittlere RL in der 128.-131. z-Reihe: 320µm]. RS: distale Rhabdomspitze (0µm Schnittiefe), BM: Basalmembran.
¹⁾N IV (Kernhorizont der basalen Zelle Nr.9) nur in der 8er-Retinula; in der 9er-Retinula gehört der Kern der Zelle Nr.9 zu N I.
Mittelwerte (und Standardabweichungen) nach Tab.8.

4. Vergleich der Rhabdomgeometrie und der mittleren Rhabdom- und Rhabdomerflächen in den drei Retinulatyphen

Das Rhabdom wird in der dorsalsten 9er-Retinula aus neun Rhabdomeren aufgebaut und zeigt deshalb eine asymmetrische Rhabdomgeometrie. Zudem sind in diesem Rhabdomtyp mindestens drei verschiedene Mikrovilli-Richtungen nachweisbar, wovon zwei orthogonal zueinander angeordnet sind. Die mittlere Rhabdomfläche misst an der distalen Rhabdomspitze $5.16\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.46\mu\text{m}^2$; $n=16$; s.Tab.9, Teil D). Die dorsale 8er-Retinula zeigt eine symmetrische Rhabdomgeometrie und ist durch eine rechteckige Querschnittsform mit einer grösseren Ausdehnung in der dorso-ventralen Richtung (analog zur Rhabdomquerachse) an der distalen Rhabdomspitze charakterisiert. Die beiden Mikrovilli-Populationen sind orthogonal zueinander orientiert. Die Rhabdomfläche misst an der Rhabdomspitze durchschnittlich $3.07\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.23\mu\text{m}^2$; $n=20$). Die Rhabdomgeometrie in der ventralen 8er-Retinula ist analog zur Situation in der dorsalen 8er-Region ebenfalls symmetrisch. Das Rhabdom besitzt jedoch eine rund-ovale Querschnittsform (vgl. GRIBAKIN, 1967a,b; 1969a,b,c; 1972; 1975). Die mittlere Rhabdomfläche misst an der distalen Rhabdomspitze $3.82\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.49\mu\text{m}^2$; $n=16$). In Abb.50 sind diese drei Rhabdomtypen anhand von EM-Fotos bei gleicher Vergrößerung und die Rhabdomgeometrie schematisch entsprechend den Mittelwertsberechnungen in Tab.9 einander gegenübergestellt. Zusätzlich wurde die Ausrichtung der Mikrovilli-Richtungen in den entsprechend nummerierten Rhabdomeren angegeben. Die dargestellte Rhabdomerquerachse springt in der 9er-Region und in der ventralen 8er-Region auf halber Retinulalänge um den Betrag von 90° (s.Abb.19 bzw. 32). In der dorsalen 8er-Region bleibt sie bezüglich der Rhabdomgeometrie über die gesamte Retinulalänge lagekonstant.

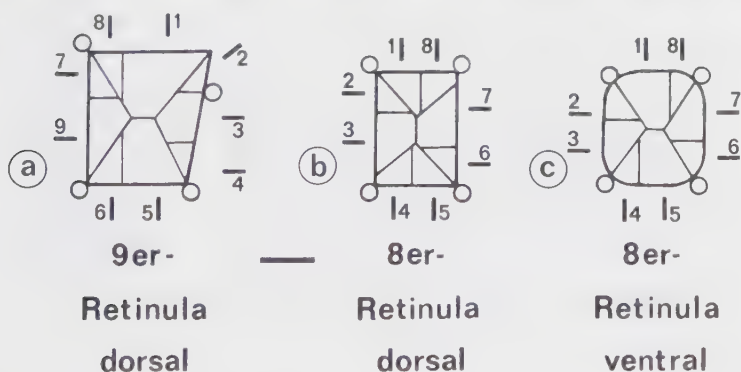
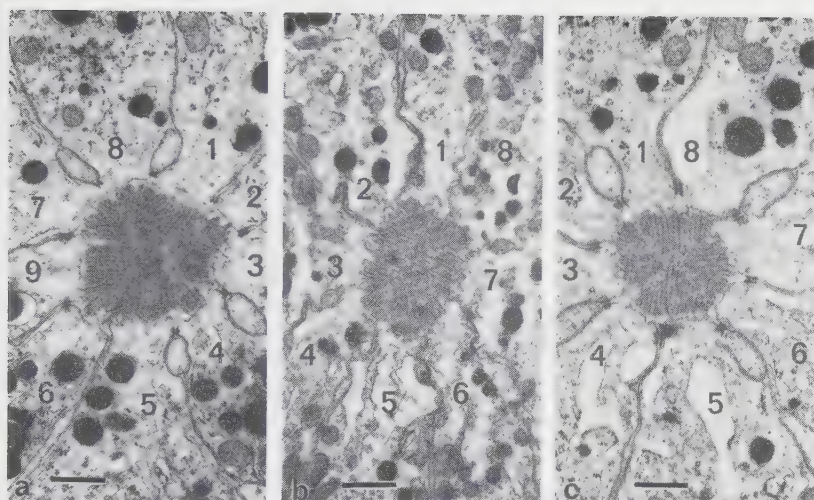


Abb.50: Vergleich der Rhabdomegeometrie und der mittleren Rhabdom- und Rhabdomerflächen in den drei Retinulatypen anhand von EM-Fotos bei gleichem Vergrößerungsmaßstab [oben] und im Rhabdomschema aufgrund der Mittelwertsberechnungen in Tab.9 [unten]. [a] dorsalste 9er-Retinula. [b] dorsale 8er-Retinula. [c] ventrale 8er-Retinula. Die Striche in den Schemata bezeichnen die Mikrovilli-Richtungen in den entsprechend nummerierten Rhabdomeren. (Masseinheit: 1µm)

In den 9er-Retinulae beträgt der Anteil der Rhabdomere an der gesamten Rhabdomfläche von $5.16\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.46\mu\text{m}^2$) bei den drei UV-Zellen Nr.1,5 und 9 im Mittel je $0.90\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.12\mu\text{m}^2$) bzw. 17.51% (Tab.9). In der dorsalen 8er-Retinula macht der Anteil der Rhabdomere an der Rhabdomfläche von $3.07\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.23\mu\text{m}^2$) bei den beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 je $0.41\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.01\mu\text{m}^2$) bzw. 13.36% und in der ventralen 8er-Region bei einer Rhabdomfläche von $3.82\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.49\mu\text{m}^2$) je $0.67\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.04\mu\text{m}^2$) bzw. 17.54% aus (Abb.51). In dieser Abbildung sind auch die Mittelwerte und Standardabweichungen dargestellt.

5. Vergleich der mittleren Mikrovilli-Zahlen in den drei Retinulatypen

Die mittleren Mikrovilli-Zahlen der einzelnen Retinulazelltypen zeigen im Vergleich zwischen den drei untersuchten Augenregionen ähnliche Unterschiede wie die Rhabdom- und Rhabdomerflächen: In der dorsalsten 9er-Retinula weist ein Rhabdomer pro Querschnitt 10.24 (± 4.19) Mikrovilli auf. Davon entfallen auf die UV-Rhabdomere der Zellen Nr.1,5 und 9 im Mittel je 15.52 (± 0.58) Mikrovilli. In der dorsalen 8er-Region beträgt die mittlere Anzahl pro Rhabdomer 9.08 (± 1.15) Mikrovilli. Der durchschnittliche Anteil der UV-Rhabdomere der Zellen Nr.1 und 5 macht hier je 9.45 (± 0.16) Mikrovilli aus. In der ventralen 8er-Region beträgt der entsprechende Durchschnitt pro Rhabdomer 9.25 (± 1.37) Mikrovilli, wobei auf die Rhabdomere der UV-Zellen Nr.1 und 5 im Mittel je 11.22 (± 0.11) Mikrovilli entfallen. Die mittleren Mikrovilli-Zahlen pro Rhabdomer sind in Abb.52 aufgrund der Mittelwertsberechnungen sowie der Standardabweichungen in Tab.10 dargestellt.

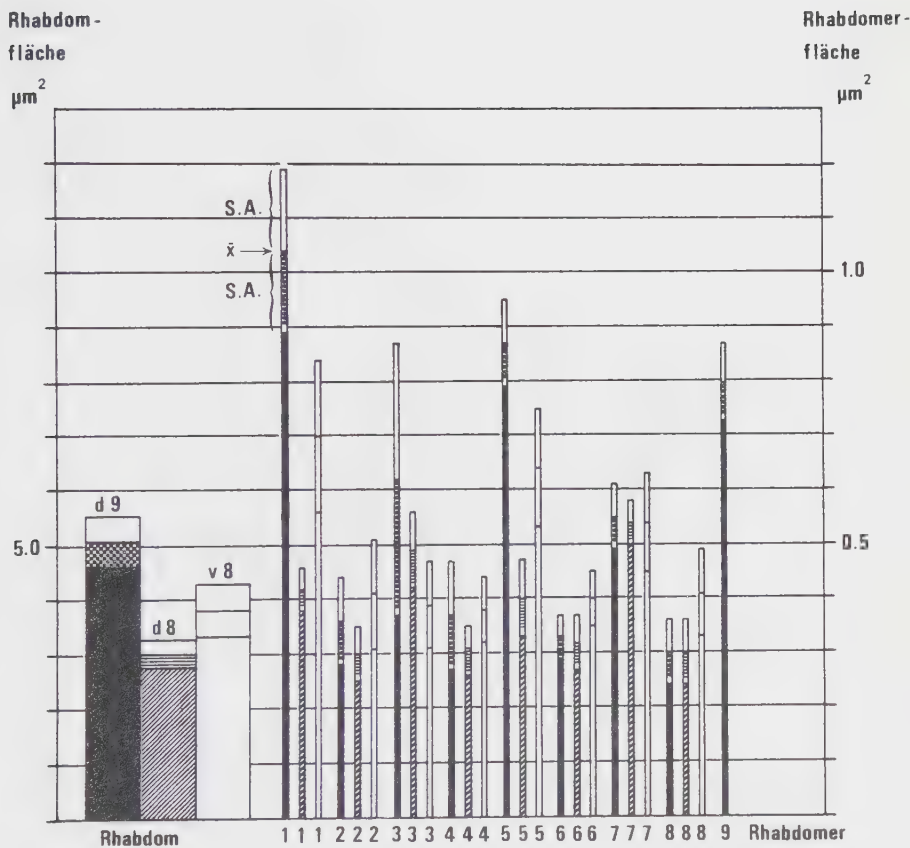


Abb.51: Vergleich der mittleren Rhabdom- und Rhabdomerflächen in der dorsalsten 9er-Region [d9], der dorsalen 8er-Region [d8] und der ventralen 8er-Region [v8]. Die Flächenmessungen (Mittelwerte und Standardabweichungen nach Tab.9) zeigen die Verhältnisse an der distalen Rhabdomspitze.

Schwarze Fläche: d9, schraffierte Fläche: d8, weisse Fläche: v8.

$\bar{x}$: Darstellung des Mittelwertes in den Abb.51-54.

S.A.: Darstellung der ($\pm$) Standardabweichung.

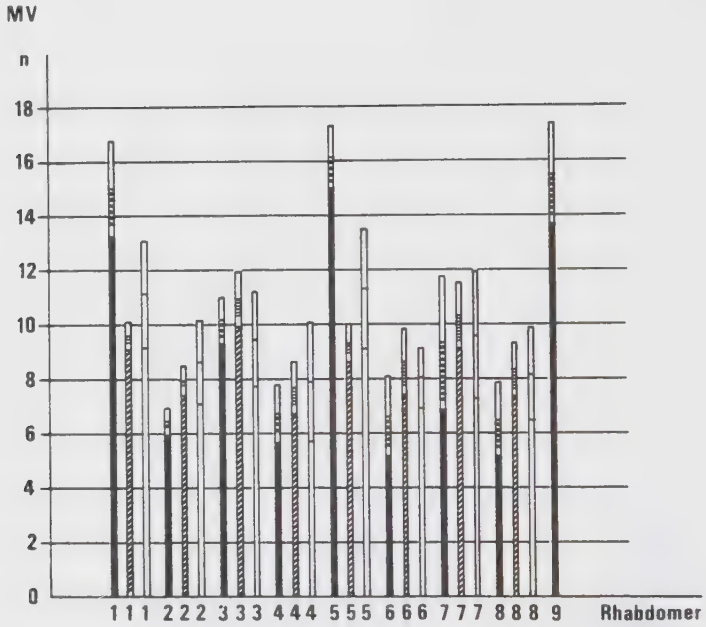


Abb.52: Regionaler Vergleich der mittleren Mikrovilli-Zahlen [MV] in den Rhabdomeren an der distalen Rhabdomspitze. Mittelwert und Standardabweichung nach Tab.10. Signaturen wie in Abb.51.

6. Vergleich der mittleren Cytoplasmaflächen der einzelnen Sehzellen in den drei Retinulatypen

Die mittlere Cytoplasmafläche pro Sehzelle beträgt in der 9er-Region $14.73\mu\text{m}^2$ ($\pm 6.32\mu\text{m}^2$); davon entfallen auf die Cytoplasmaflächen in den drei Zellen Nr.1,5 und 9 je $20.75\mu\text{m}^2$ ($\pm 3.48\mu\text{m}^2$). In der dorsalen 8er-Region macht die Cytoplasmafläche pro Zelle im Mittel $15.52\mu\text{m}^2$ ($\pm 4.11\mu\text{m}^2$) aus; der Flächenanteil in den Zellen Nr.1 und 5 beträgt durchschnittlich je $15.64\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.07\mu\text{m}^2$). In der ventralen 8er-Retinula wurde für die mittlere Zellfläche $13.20\mu\text{m}^2$ ($\pm 2.01\mu\text{m}^2$) und für den Flächenanteil der Zellen Nr.1 und 5 je $12.61\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.73\mu\text{m}^2$) berechnet.

In der 9er-Region besteht demnach in den drei UV-Zellen eine direkte Korrelation zwischen den relativ grössten Rhabdomerflächen und den ebenfalls grössten Cytoplasmaflächen im Vergleich mit den anderen 6 Sehzellen innerhalb einer Retinula. In der dorsalen 8er-Region besitzen jedoch die Sehzellen Nr.3 und 7 mit durchschnittlich je $0.52\mu\text{m}^2$ die grössten Rhabdomere und mit je $21.57\mu\text{m}^2$ ($\pm 1.86\mu\text{m}^2$) auch die grössten Cytoplasmaflächen, während in den beiden langen UV-Zellen der Rhabdomanteil nur je $0.41\mu\text{m}^2$ und die mittlere Zellfläche nur je $15.64\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.07\mu\text{m}^2$) ausmacht. In der ventralen 8er-Region schliesslich weisen die Zellen Nr.3 und 7 mit je $0.47\mu\text{m}^2$ gegenüber den UV-Zellen Nr.1 und 5 mit je $0.67\mu\text{m}^2$ kleinere Rhabdomerflächen auf, besitzen aber mit durchschnittlich je $15.91\mu\text{m}^2$ ($\pm 1.13\mu\text{m}^2$) dennoch grössere Cytoplasmabezirke als die beiden langen UV-Zellen mit nur je $12.61\mu\text{m}^2$ ($\pm 0.73\mu\text{m}^2$). Die Berechnungen wurden nach den Messdaten in Tab.11 durchgeführt. In Abb.53 sind die mittleren Cytoplasmaflächen der einzelnen Retinulazellen an der distalen Rhabdomspitze dargestellt.

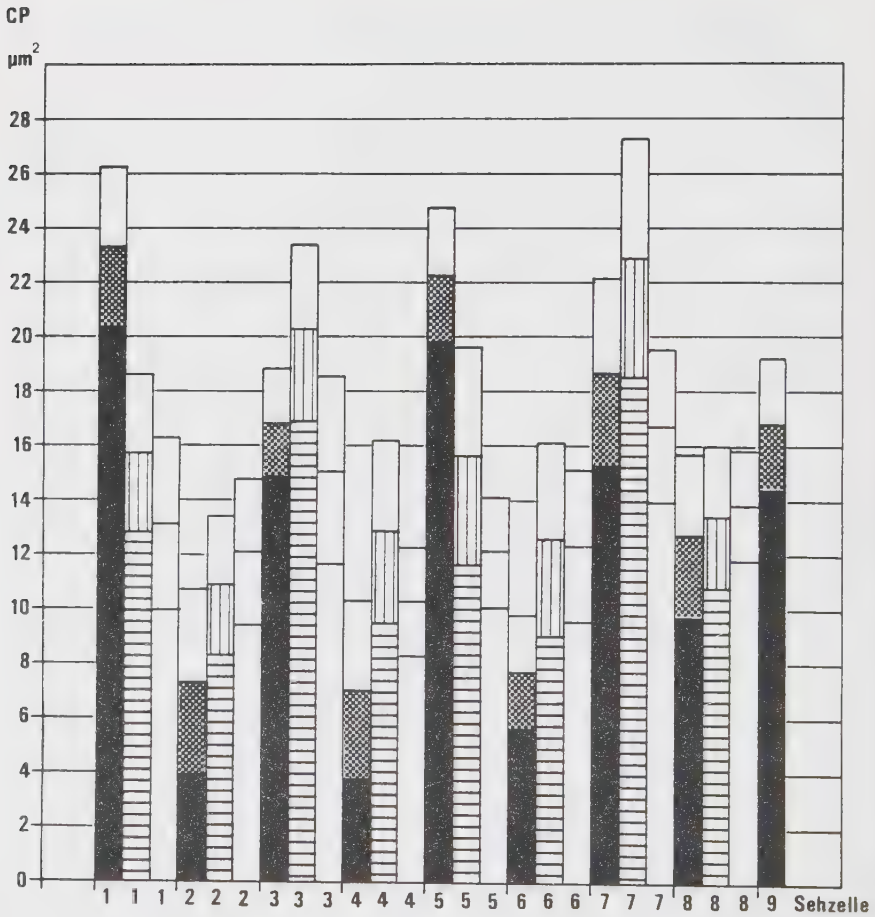


Abb.53: Regionaler Vergleich der Cytoplasmaflächen [CP] der einzelnen Retinulazellen in den drei Retinulatypen. Mittelwert und Standardabweichung nach Tab.11.

Signaturen wie in Abb.51.

7. Regionaler Vergleich des Pigmentgranula-Gehalts in den Sehzellen der drei Retinulatypen

Die regionale Verteilung der Pigmentgranulae in den Sehzellen zeigt einen schwachen Gradienten von dorsal nach ventral: Der mittlere Pigmentgranula-Gehalt (PG) beträgt in der 9er-Region pro Sehzelle 6.53 Granulae (± 3.36 G.). Davon entfallen auf die Zellen Nr.1,5 und 9 im Mittel je 3.92 Granulae und auf die anderen 6 Zellen je 7.83 Granulae. Der PG in der dorsalen 8er-Region ist mit 5.30 Pigmentgranulae (± 1.93 G.) pro Sehzelle etwas kleiner als in der 9er-Region; auf die beiden langen UV-Zellen Nr.1 und 5 entfallen durchschnittlich je 3.88 Granulae und auf die anderen 6 Zellen im Mittel je 5.78 Granulae. Der PG in der ventralen 8er-Region beträgt im Mittel pro Sehzelle noch 4.20 Granulae (± 1.83 G.), davon entfallen auf die beiden UV-Zellen Nr.1 und 5 im Durchschnitt je 1.38 Granulae und auf die anderen 6 Zellen 5.14 Granulae. Die basale UV-Zelle Nr.9 enthält keine Pigmentgranulae. In Abb.54 sind diese regionalen Unterschiede in der Verteilung der Pigmentgranulae in den Sehzellen grafisch dargestellt.

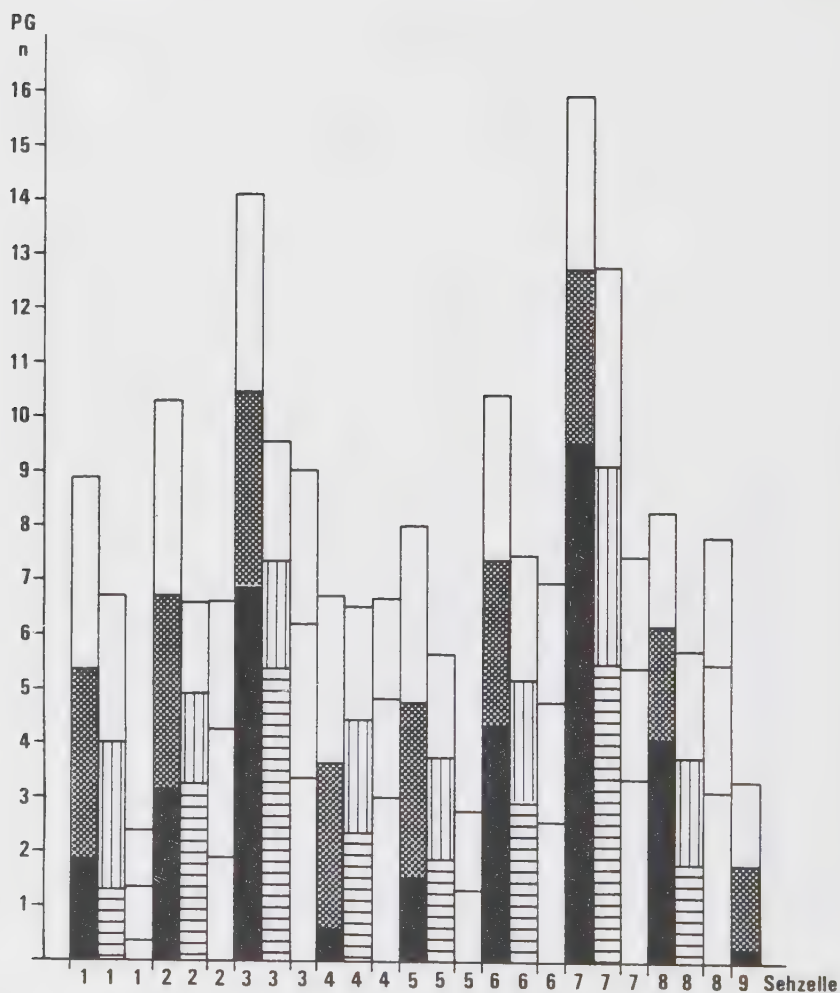


Abb.54: Regionaler Vergleich der Pigmentgranula-Zahlen [PG] in den Sehzellen der drei Retinulatypes. Mittelwert und Standardabweichungen nach Tab.12.

Signaturen wie in Abb.51.

Teil C: Optische Bestimmung des binoculären Sehfeldbereiches

1. Antidrom beleuchtete Pseudopupille

Mit Hilfe einer Goniometerapparatur kann die Positionsbestimmung der antidrom beleuchteten Pseudopupille im Bienenauge bei natürlicher Kopfhaltung durchgeführt werden. Zusätzlich wird deren Lage innerhalb des Facettenrasters im augenkonstanten x-y-z-Achsensystem festgelegt (s. Methode).

In der dorsalen Randzone besitzt diese Pseudopupille eine runde Form; zur Augenmitte hin wird sie länglich-oval und weist eine grössere Ausdehnung in der dorso-ventralen Richtung auf (vgl. Abb.55 und 56).

2. Bestimmung der in Zenitposition ausgerichteten Ommatidien

Nach der beschriebenen Methode wird bei natürlicher Kopfhaltung die Lage der in Zenitposition aufleuchtenden Pseudopupille zunächst im augenkonstanten x-y-z-Achsensystem bestimmt. Die in jedem Auge aufleuchtende Pseudopupille liegt bei exakt symmetrischer Anordnung bezüglich der Medianebene des Kopfes 3-4 z-Reihen von der "grauen Corneazone" entfernt (Abb.55a). Das in der Mitte der Pseudopupille aufleuchtende Ommatidium befindet sich in der 15. x-, der 14.y- und der 8. z-Achsenreihe von den dorsalen Achsenursprungsorten ($X^{\circ}, Y^{\circ}, Z^{\circ}$) aus gezählt (Abb.55b; s.Tab.13). Die in Zenitposition befindlichen Ommatidien lassen sich daher der Übergangszone zwischen der spezialisierten 9er-Region und der 8er-Region zuordnen (s.Abb.57).

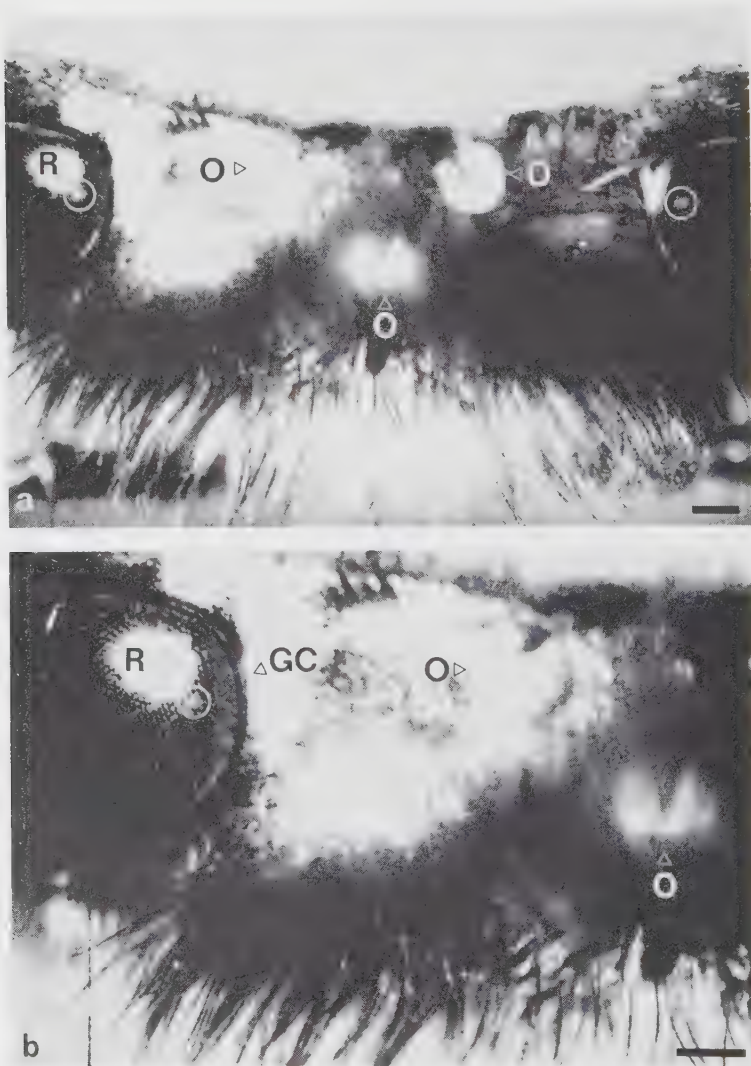


Abb.55: [a] Bestimmung der in Zenitposition in jedem Auge aufleuchtenden Pseudopupille [Kreissignatur] bei natürlicher Kopfhaltung. Die beiden Pseudopupillen liegen bezüglich der dorso-ventral ausgerichteten Medianebene des Kopfes exakt symmetrisch und sind 3-4 z-Reihen von der "grauen Corneazone" entfernt lokalisierbar. [b] Detailvergrößerung von [a]. Das in der Mitte der Pseudopupille aufleuchtende Ommatidium liegt annähernd auf der Grenze zwischen der 9er- und der 8er-Region in der 15. x-, 14. y- und 8. z-Achsenreihe. R: Reflex der Fotoleuchte, O: Ocellus.
(Masseinheit: 100µm)

3. Bestimmung der Horizontposition der Pseudopupille

Die Pseudopupille nimmt bei der 90°-Auslenkung in ϑ -Richtung von der Zenitposition (Abb.55) in die Horizontlage eine länglich-ovale Form an (Abb.56). Zwischen dem Zentrum der Pseudopupille in der neuen Position und dem anterioren Augenrand befinden sich 8 Ommatidien, die dem kontralateralen Sehfeldbereich angehören. Markiert man diese Pseudopupille mit einer Präpariernadelspitze, die mit Hilfe eines Mikromanipulators vorgetrieben wird, so lässt sich die markierte Stelle im Raster-EM wieder auffinden und durch Abzählen der entsprechenden z-Reihe vom ventralen oder dorsalen Augenrand aus die Horizontposition festlegen. Im untersuchten linken Auge liegt diese auf der Höhe der 64.-65. z-Reihe (vom ventralen Ursprung [Z°] aus gezählt; Abb.39b).

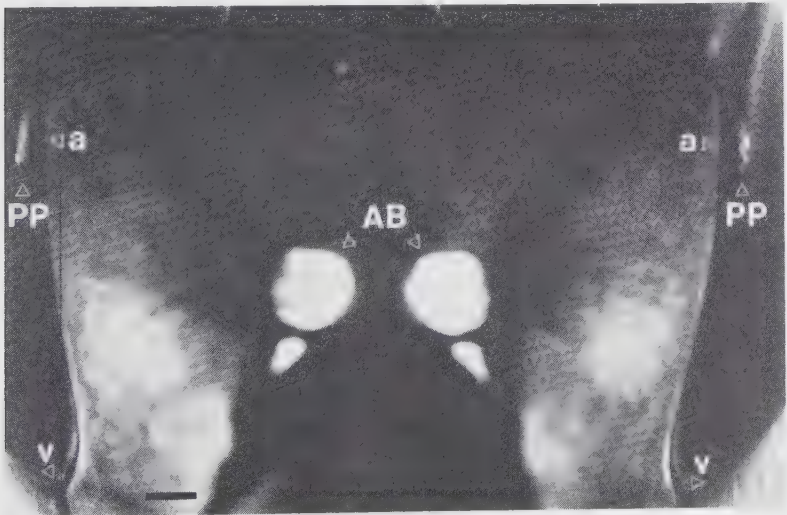


Abb.56: Darstellung der in beiden Augen in Horizontposition aufleuchtenden Pseudopupillen. Die Pseudopupillen zeigen hier eine länglich-ovale Form. PP: Pseudopupille, AB: Antennenbasis, a: anterior, v: ventral. (Masseinheit: 100 μ m)

4. Ausdehnung des binoculären Sehbereiches in der dorsalen Augenregion

Auf der Grenzlinie zwischen dem ipsilateralen und dem kontralateralen Sehbereich liegen die bereits dargestellten Horizont- und Zenitpositionen, die durch die sphärischen Koordinatenbeträge $\varphi = 0^\circ$, $\zeta = 0^\circ$ und $\vartheta = 0^\circ$ (für die frontale Horizontposition) bzw. $\vartheta = 90^\circ$ (für die Zenitrichtung) festgelegt sind [Zur Koordinatenbezeichnung siehe Abb.2b]. Weitere derartige Positionen von Pseudopupillen, die durch $\varphi = 0^\circ$ und $\zeta = 0^\circ$ definiert sind, werden durch eine stetige Änderung des Koordinatenbetrages von ϑ in je 10° -Intervallen von $\vartheta = 40^\circ$ (im anterioren Sehbereich) bis zum posterioren Ursprungsort der Grenzlinie bestimmt (s.Tab.13) und in eine Karte der dorsalen Augenregion übertragen. Diese Grenzlinie wird von 8er-Ommatidien in der Übergangszone zu den 9er-Ommatidien gebildet (Abb. 57). Demnach gehören die gesamte spezialisierte 9er-Region und noch einige 8er-Ommatidien (vor allem solche in der Nähe des x- und des y-Achsenursprunges) ausschliesslich dem kontralateralen Sehfeld an. Die Grenzlinie schneidet den posterioren Augenrand bei einem Betrag von $\vartheta = 145^\circ$ (Tab.14 bzw. Abb.59). Die Positionen der ausgewählten Pseudopupillen (in Abb.57 durch Kreise markiert) bezeichnen solche optische Sehachsen, die um je 10° in der ϑ - Ebene voneinander divergieren. Die Divergenzwinkel nehmen von der Horizont- zur Zenitposition um mehr als den doppelten Betrag zu. Diese Aussage gründet sich auf die Abnahme der Anzahl der Ommatidienreihen zwischen den markierten Pseudopupillen von 4-5 in der Horizontregion bis auf 2 Reihen in der Zenitregion. In Richtung zum Ursprungsort der Grenzlinie am posterioren Augenrand verringert sich der Divergenzwinkelbetrag wieder gegenüber demjenigen in der Zenitposition und nimmt vergleichbare Werte an wie in der Horizontregion.

Die Ausdehnung des kontralateralen Sehfeldes in der dorsalen Augenhälfte lässt sich auf folgende Art und Weise bestimmen: Die Pseudopupillen der dargestellten Grenzlinie (Abb.57) werden senkrecht zur Medianebene des Kopfes bis zum dorsalen Augenrand hin ausgelenkt und deren Endposition bei noch optimaler Leuchtstärke (Abb.58) durch die Beträge der sphärischen Koordinaten ϑ und ξ (bei $\varphi = 0^\circ$) festgelegt (Tab.14).

Die grösste Ausdehnung des kontralateralen Sehfeldes liegt bei $\xi = 22^\circ$ ($\pm 1.35^\circ$; bei je 2 Messungen in 12 Augen) im Zenitbereich. In anteriorer Richtung nimmt die Sehfeldausdehnung bis zu einem Betrag $\xi = 17^\circ$ ($\pm 1.03^\circ$) bei 30° Elevation über dem Horizont ab. Im folgenden 10° -Intervall der Koordinate ϑ wird die Sehfeldbreite auf 14.5° ($\pm 1.10^\circ$) beschränkt und beträgt in Horizontposition noch 14° ($\pm 0.73^\circ$).

In der posterioren Hemisphäre nimmt die Sehfeldausdehnung bezüglich derjenigen im Zenitbereich in ständig grösser werdenden Schritten bis zum Ursprung der Grenzlinie am Augenrand ab: Bei 70° Elevation über dem Horizont beträgt die Ausdehnung noch 20° ($\pm 1.30^\circ$), misst bei 50° Elevation noch 13° ($\pm 1.66^\circ$) und bei 40° nur noch 8° ($\pm 1.07^\circ$). Bei 35° Elevation über dem Horizont liegt der Ursprung der Grenzlinie zwischen ipsilateralem und kontralateralem Sehbereich am posterioren Augenrand: die posteriore Grenze des binocularen Sehfeldes ist erreicht.



Abb.58: Die Ausdehnung des kontralateralen Sehfeldes am dorsalsten Augenrand [R] wurde mit Hilfe der Koordinatenwerte für die noch optimal aufleuchtende Pseudopupille bestimmt [a]. In dieser Randzone sind einzelne aufleuchtende Ommatidien am zentralen Linsenbereich und dem peripheren Hof von Porenkanälen [PK] erkennbar [b]. Linkes Auge.

Das binoculäre Sehfeld wird durch den Überlappungswinkel 2ϑ repräsentiert. Dieser Überlappungswinkel wurde als Funktion der sphärischen Koordinate ϑ (bei $\varphi = 0^\circ$) in je 10° -Intervallen von der frontalen Horizontposition bis zum Ursprung der Grenzlinie am posterioren Augenrand bestimmt (Tab.14) und auf einer Kugeloberflächen-Projektion eingetragen. In der anterioren Hemisphäre des Auges weist das binoculäre Sehfeld grössere Ausdehnungen als in der posterioren Sehfeldhälfte auf (Abb.59). In Abständen von je $\vartheta = 10^\circ$ (von $\vartheta = 40^\circ$ Elevation über dem Horizont bis zum Ursprung der Grenzlinie am posterioren Augenrand: $\vartheta = 145^\circ$) wurden die Pseudopupillen-Positionen derjenigen Ommatidien, deren optische Achsen parallel zur Achse eines Ommatidiums am Rand des kontralateralen Auges orientiert sind, im x-y-z-Achsensystem bestimmt (Tab.13) und anschliessend in die Raster-EM-Abbildung mit der Darstellung der Grenzlinie eingetragen (Abb.60).

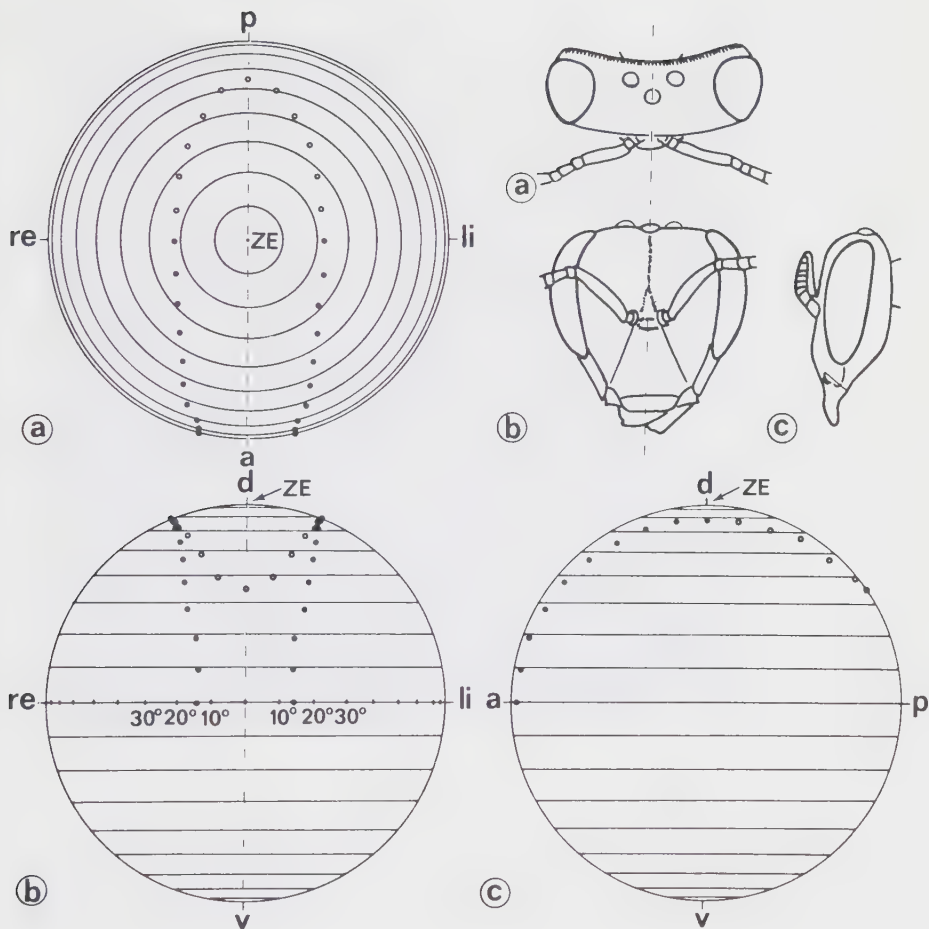


Abb.59: Darstellung des binokulären Sehfeldbereiches in der dorsalen Augenregion bei natürlicher Kopfhaltung auf einer Kugeloberflächen-Projektion. Die Kopfskizzen [a-c] (oben rechts) repräsentieren die gleichen Ansichten, wie sie den entsprechend bezeichneten Kugeldarstellungen zugrunde liegen: [a] dorsale Aufsicht, [b] frontale Ansicht und [c] laterale Ansicht (des linken Auges). Ausgefüllte Punkte: Grenze des anterioren Binocularbereiches, leere Punkte: Grenze des posterioren Binocularbereiches; vgl.Tab.14. Die gestrichelte Linie markiert die vertikale Symmetrieebene (Medianebene) des Kopfes. a: anterior, p: posterior, d: dorsal, v: ventral. Die Höhenkreise sind in 10°-Intervallen eingezeichnet und markieren entsprechende Beträge der sphärischen Koordinate θ . Beträge der Koordinate ζ sind auf dem Horizontkreis der Kugeldarstellung [b] in 10°-Intervallen dargestellt. ZE: Zenitposition ($\varphi = 0^\circ$, $\theta = 90^\circ$, $\zeta = 0^\circ$; s.Abb.2b)

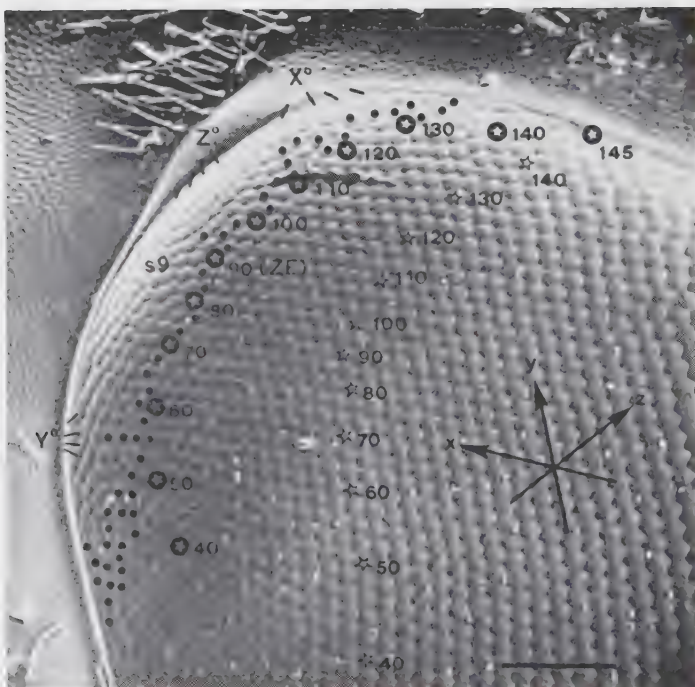


Abb.60: Darstellung des kontralateralen Sehfeldes und der binoculären Sehfeldgrenze in der dorsalen Region eines linken Auges. Raster-EM-Aufnahme. Die optische Achse derjenigen Ommatidien, die mit einem Stern auf schwarzem Grund markiert sind, ist parallel zur vertikalen Symmetrieebene (Medianebene) des Kopfes orientiert. Benachbarte Marker bezeichnen optische Achsen, die um je $\vartheta = 10^\circ$ voneinander divergieren. Die spezialisierte 9er-Region [s9] liegt vollständig im kontralateralen Sehfeldbereich (vgl. Abb.57). In Abständen von je 10° [von $\vartheta = 40^\circ$ (anterior) bis zum Ursprung der Grenzlinie am hinteren Augenrand bei $\vartheta = 145^\circ$] sind die mit einem einfachen Stern markierten Pseudopygillen-Positionen dargestellt, die die Grenzpositionen des binoculären Sehfeldes bezeichnen (Tab.13). Die schwarzen Punkte markieren 8er-Ommatidien im Grenzbereich zur 9er-Region. Die Zahlen bezeichnen den entsprechenden Betrag der sphärischen Koordinate ϑ . $X^\circ, Y^\circ, Z^\circ$: Ursprungsorte der x-, y- bzw. z-Reihen. (Masseinheit: 100µm)

5. Abgrenzung der 9er-Region im Raumkoordinaten-System

Aufgrund der Kenntnis der Ausdehnung der 9er-Region im augenkonstanten x-y-z-Achsensystem (Abb.57) konnte mit Hilfe der Pseudopupillen-Messungen die Abgrenzung der 9er-Retinulae auch im Raumkoordinaten-System festgelegt werden. Die dabei erhaltenen Koordinatenwerte sind in Tab.15 aufgeführt. Zusätzlich wurden noch die Raumpositionen der drei Achsenursprungsorte $[X^{\circ}, Y^{\circ}, Z^{\circ}]$ am dorsalen Augenrand bestimmt (Tab.16). In Abb.61 ist die Ausdehnung der 9er-Region dargestellt. Diese spezialisierte Augenregion dehnt sich vom Zenitbereich in anteriorer Richtung bis zu einem mittleren Winkelbetrag von $\vartheta = 43^{\circ}$ zum vorderen Augenrand und in posteriorer Richtung bis zum Betrag von $\vartheta = 133^{\circ}$ zum hinteren Augenrand aus. Die maximale Ausdehnung in der Breite wird im Zenit bei einem mittleren Betrag von $\zeta = 19^{\circ}$ erreicht. Die 9er-Region liegt in beiden Augen symmetrisch bezüglich der Medianebene des Kopfes.

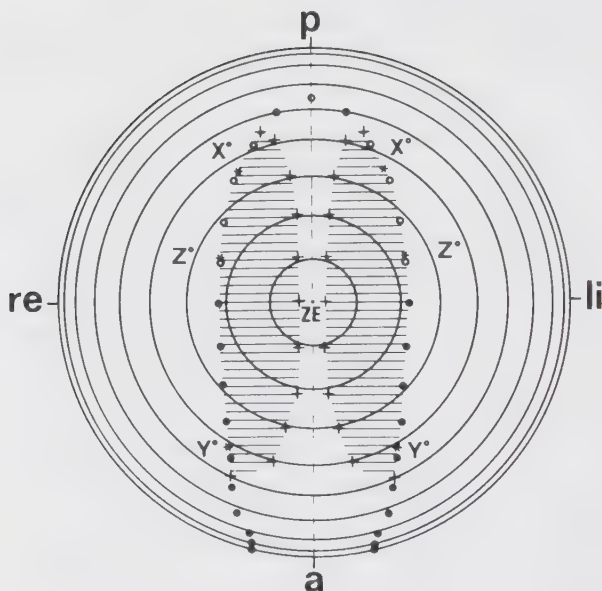


Abb.61: Abgrenzung der 9er-Region beider Augen im Raumkoordinaten-System. Die mittlere Ausdehnung der 9er-Region vom Zenit zum vorderen Augenrand beträgt 47° [$\theta = 43^\circ$] und vom Zenit zum hinteren Augenrand 43° [$\theta = 133^\circ$, Tab.15]. Die grösste mittlere Breitenausdehnung wird im Zenitbereich bei einem Koordinatenbetrag von $\zeta = 19^\circ$ erreicht. Die Koordinatenwerte der drei Achsenursprungsorte [$X^\circ, Y^\circ, Z^\circ$] sind nach Tab.16 eingetragen. Schwarze Punkte [$\bullet$]: Grenze des anterioren Binocularbereiches; leere Punkte [$\circ$]: Grenze des posterioren Binocularbereiches; gestrichelte Linie: Medianebene des Kopfes. li: linke Hemisphäre, re: rechte Hemisphäre; a: anterior, p: posterior. Kreuzsignatur [$+$]: Abgrenzung der 9er-Region in der Übergangszone zur 8er-Region. Sternsymbol [$*$]: Lageposition des entsprechend bezeichneten Achsenursprungsortes; ZE: Zenitposition.

6. Die Raumorientierung der Mikrovilli-Richtungen der Zellen Nr.1,5 und 9 in den 9er-Retinulae

Die Kenntnis der Raumorientierung der Mikrovilli-Richtungen in den UV-Zellen der 9er-Region ist eine wichtige Voraussetzung für die Beurteilung der Bedeutung der 9er-Region bei der E-Vektor-Analyse des linear polarisierten Himmelslichtes. Diese Raumorientierung der Mikrovilli-Richtungen in den drei Zellen Nr.1,5 und 9 der 9er-Retinulae lässt sich relativ zur Medianebene des Kopfes festlegen, wenn innerhalb des untersuchten Tangentialschnittes Senkrechte zur optisch bestimmten Grenzlinie zwischen ipsilateralem und kontralateralem Sehbereich eingetragen werden. In Abb.62 divergieren die Schnittpunkte zwischen den benachbarten Senkrechten und der Grenzlinie um je 10° voneinander.

Die Analyse der Orientierung der Mikrovilli-Richtungen in den Zellen Nr.1,5 und 9 in der 9er-Region zeigt, dass die Mikrovilli der Zellen Nr.1 und 5 im Zenitbereich [$\vartheta = 90^\circ$] annähernd senkrecht zur Medianebene des Kopfes orientiert sind. In $40-50^\circ$ Entfernung in anteriorer wie auch in posteriorer Richtung vom Zenitbereich sind aufgrund der fächerförmigen Anordnung der 9er-Rhabdomtypen nicht mehr die Zellen Nr.1 und 5, sondern die Zellen Nr.9 annähernd senkrecht zur Medianebene ausgerichtet; in der 9er-Region hat also eine Drehung in der Anordnung der Zellen Nr.1,5 und 9 (sowie auch der übrigen Zellen) um 90° stattgefunden. Zwischen diesen beiden Grenzbereichen dreht sich die durch die Zellen Nr.1 und 5 gegebene Achse kontinuierlich (Abb.62).

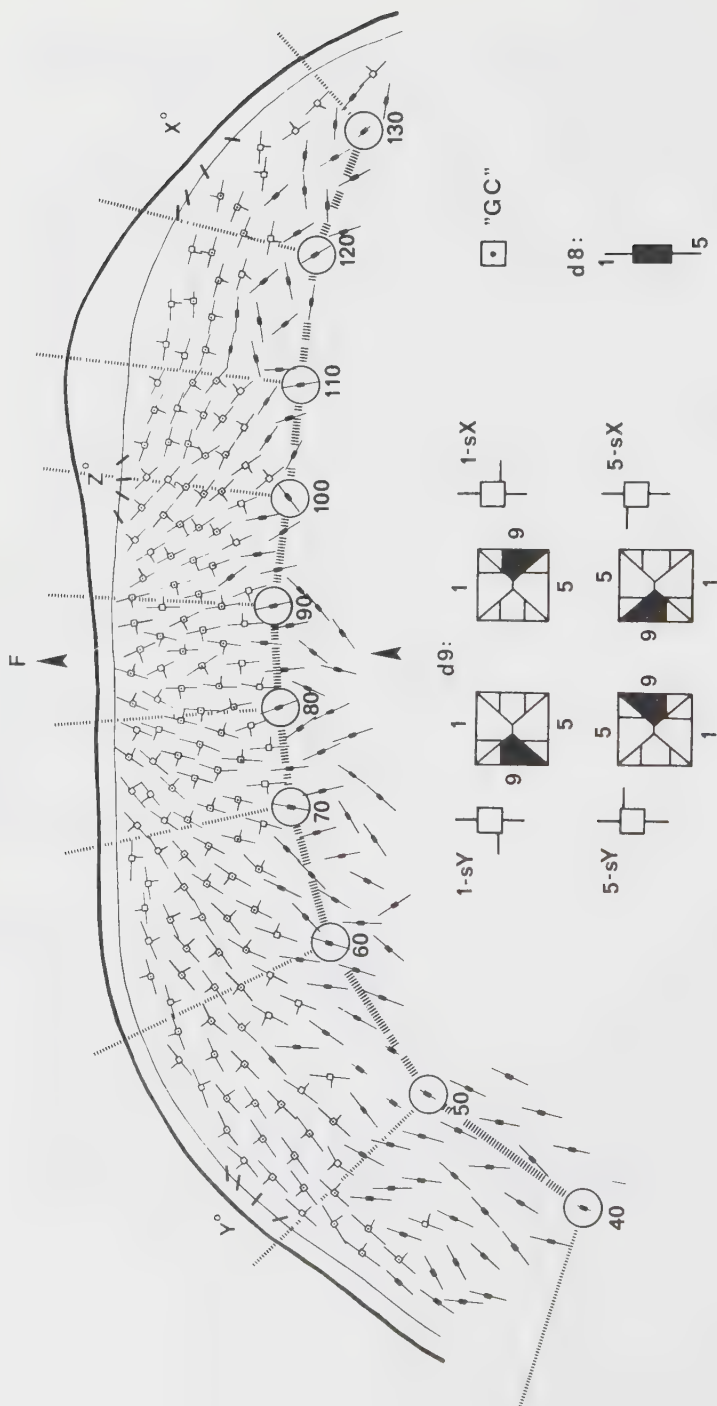


Abb. 62: Orientierung der Mikrovilli-Richtungen der Rezeptoren Nr. 1, 5 und 9 in der 9er-Region bezüglich der Medianebene des Kopfes. Breit gestrichelte Linie: Medianebene. Schmal gestrichelte Linie: Senkrechte zur Medianebene in den Messpositionen von Abb. 57. Die Senkrechten wurden je als Mittelsenkrechte zu den beiden benachbarten Messpunkten bestimmt. Pfeile: Symmetrieachse [F] der fächerförmigen Anordnung der Mikrovilli-Richtungen in den Rezeptoren Nr. 1 und 5 der 9er-Region. d9: 9er-Rhabdomtypen; d8: 8er-Rhabdomtyp. "GC": "graue Corneazone" in der 9er-Region. X^0, Y^0, Z^0 : Achsenursprungsstelle der x, y - bzw. z -Reihen.

Teil D: TABELLEN

Tab. 1: Bestimmung der mittleren Retinulalänge entlang der Augenlängsachse

Region	dorsale z-Reihe	mittlere Retinulalänge (μm)
dorsalste 9er	1.	185
	2.- 3.	195
	4.- 6.	208
dorsale 8er	10.	222
	20.	228
	30.	237
	40.	241
	50.	250
	60.	267
Übergangsregion	70.	276
ventrale 8er	80.	280
	90.	280
	100.	280
	110.	280
	120.	300
	130.	326
	140.	332
	143.-145.	339

Die Messungen wurden anhand von sechs Längsschnitten von je 40-50 μm Dicke mit Hilfe eines Messoculars im LM durchgeführt.

1) Die Numerierung der Ommatidien innerhalb der y-Reihe erfolgte nicht bezüglich dem dorsalen y-Ursprungsort, sondern relativ zur Position in der untersuchten Region: Mit den gleichen Ziffern wurden die Ommatidien in den entsprechenden y-Reihen bezeichnet (s. Abb. 41). Die gemessenen Winkel zwischen der Ausrichtung der Rhabdommerachse und der dorso-ventralen Nullrichtung wurden an der distalen Rhabdomspitze [RS; siehe RS-Messung²⁾] auf 0° normiert³⁾ und die Korrekturwerte in der Tabelle aufgeführt. Anzahl der untersuchten x-Typen: $n_x = 16$ bzw. der y-Typen: $n_y = 12$. Die Messungen stammen von einem linken Bienenauge.

Tab. 3: Die mittlere Rhabdomdrehung in der dorso-posterioren Retina (48.-56. z-Reihe vom dorsalen Achsenursprung [Z°] aus gezählt; 18.-25. y-Randreihe; linkes Auge)

Tiefe ¹⁾ (μm)	X-Typ ($n_x = 16$) $\bar{x} \pm s$ (°)	Y-Typ ($n_y = 12$) $\bar{y} \pm s$ (°)
20	5.25 $\pm$ 3.55	4.42 $\pm$ 4.10
40	14.88 $\pm$ 8.38	17.08 $\pm$ 9.35
60	38.88 $\pm$ 9.39	31.83 $\pm$ 8.19
80	62.44 $\pm$ 14.76	57.42 $\pm$ 10.66
100	96.69 $\pm$ 9.09	84.25 $\pm$ 10.94
120	120.38 $\pm$ 11.08	105.00 $\pm$ 16.94
140	147.81 $\pm$ 12.57	133.92 $\pm$ 18.61
160	184.81 $\pm$ 15.79	170.92 $\pm$ 16.00
180	218.94 $\pm$ 11.62	206.67 $\pm$ 17.23
200	239.88 $\pm$ 13.34	219.50 $\pm$ 14.85
220	253.56 $\pm$ 12.54	233.25 $\pm$ 14.00
240	263.50 $\pm$ 6.23	248.00 $\pm$ 10.79

¹⁾ Die Tiefe der Schnittebene ist als Distanz zur distalen Rhabdomspitze angegeben. Für die Berechnung der mittleren Rhabdomdrehung wurden die relativen Mikrovilli-Richtungen bezüglich der dorso-ventralen Nullrichtung (Rhabdomspitze = 0 μm Schnittiefe, Mikrovilli-Richtung der UV-Zellen Nr.1 und 5 auf 0° normiert) in Tab. 2 verwendet.

Tab. 5: Die mittlere Rhabdomdrehung in der ventralen Retina (128.-131. z-Reihe vom dorsalen Achsenursprung [$^{\circ}$] aus gezählt; rechtes Auge).

Tiefe ¹⁾ (μm)	X-Typ ($n_x = 18$) $\bar{x} \pm s$ ($^{\circ}$)	Y-Typ ($n_y = 10$) $\bar{x} \pm s$ ($^{\circ}$)
20	21.61 $\pm$ 6.72	15.00 $\pm$ 3.74
40	41.22 $\pm$ 10.01	29.60 $\pm$ 8.04
60	57.72 $\pm$ 11.85	40.60 $\pm$ 10.58
80	75.11 $\pm$ 10.74	54.30 $\pm$ 13.95
80	65.14 $\pm$ 12.24	45 $n_x=7; n_y=1$
100	89.61 $\pm$ 12.69	73.00 $\pm$ 16.76
110	95.25 $\pm$ 6.95	79 $n_x=4; n_y=1$
120	106.89 $\pm$ 14.27	89.80 $\pm$ 19.18
140	116.44 $\pm$ 15.82	104.50 $\pm$ 19.24
160	124.50 $\pm$ 16.66	115.20 $\pm$ 18.77
160	125.00 $\pm$ 13.24	119 $n_x=6; n_y=1$
180	132.39 $\pm$ 18.92	128.50 $\pm$ 16.41
200	149.72 $\pm$ 17.75	147.10 $\pm$ 12.29
220	178.39 $\pm$ 13.77	180.70 $\pm$ 15.25
240	212.11 $\pm$ 15.76	223.30 $\pm$ 27.01
250	215.17 $\pm$ 14.61	256 $n_x=6; n_y=1$
260	228.50 $\pm$ 14.25	245.89 $\pm$ 18.51 $n_y=9$
290	260.20 $\pm$ 23.45	285.50 $n_x=5; n_y=2$

Die kursiv gedruckten Werte beziehen sich auf Messungen in EM-Plänen.

¹⁾ Die Tiefe gibt die Distanz zur distalen Rhabdomspitze an. Die Richtungen der Rhabdomquerachse wurden an der Rhabdomspitze auf 0° normiert.

Tab. 6: Kreisverteilungs-Statistik der Mikrovilli-Richtungen
im 9er-Rhabdom

RZ-Nr.	φ'	$\vec{r}$	z	s (Rad)	s (°)	n
1	0					
2	66.2	0.948	23.4	0.32	18.45	26
3	91.4	0.977	24.8	0.22	12.38	26
4	117.6	0.923	22.1	0.39	22.56	26
5	176.8	0.974	24.7	0.23	12.94	26
6	203.6	0.945	23.2	0.33	18.93	26
9	266.4	0.986	25.3	0.17	9.54	26
7	272.8	0.978	24.9	0.21	11.97	26
8	348.9	0.965	24.3	0.26	14.95	26

Die Messungen stammen von einem linken Auge (Schnitttiefe 10-20µm proximal der distalen Rhabdomspitze). Die Mikrovilli-Richtungen der Retinulazellen [RZ] Nr.1 wurden je auf 0° normiert. Erklärung der Symbole s.S.22.

Tab. 7: Mittlere Distanz zwischen den Kernhorizonten und der distalen Rhabdomspitze in der 9er-Region

Zelltyp	Zell-Nr.	Mittlere Kerntiefe (in μm)		
		$\bar{x}$	$\pm$	s
I	1,5,9	53.03	$\pm$	11.38
II	2,4,6,8	76.81	$\pm$	8.13
III	3,7	87.14	$\pm$	6.89

Die Messungen stammen von 27 Retinulae in einem rechten Auge.

t-Test:

Zelltyp I/II:

t = 8.84 (FG = 52) Unterschied sign. für $p < 0.001$

Zelltyp II/III:

t = 5.04 (FG = 52) Unterschied sign. für $p < 0.001$

Tab. 8: Vergleich der mittleren Kernhorizonte in den drei untersuchten Augenregionen

Zell- Typ	Zell- Nr.	Mittlere Kerntiefen [in μm]		
		dorsale 9er-Region	dorsale 8er-Region	ventrale 8er-Region
I	1,5,9 ¹⁾	53.03 ²⁾ ± 11.38 [0.27] ³⁾	64.00 ± 6.43 [0.26]	83.00 ± 6.85 [0.26]
II	2,4,6,8	76.81 ± 8.13 [0.39]	84.71 ± 6.73 [0.34]	99.45 ± 8.26 [0.31]
III	3,7	87.14 ± 6.89 [0.44]	107.46 ± 6.14 [0.43]	128.36 ± 15.75 [0.40]
IV	9	--	205.27 ± 3.03 [0.82]	259.11 ± 3.17 [0.81]
Mittlere Retinulalänge		195 μm	250 μm	320 μm
z-Reihen vom dorsalen Ursprung Z ^o aus gemessen ⁴⁾		1.-5.	48.-56.	128.-131.
Anzahl Messungen		n = 27	n = 31 n = 12; Typ IV	n = 20 n = 12; Typ IV

¹⁾Die Sehzelle Nr.9 gehört aufgrund der Kernposition in der 9er-Region zum Zelltyp I.

²⁾Mittlere Distanz und Standardabweichung zwischen Kernhorizont des betreffenden Zelltyps und distaler Rhabdomspitze.

³⁾Verhältniszahl der Kernlage des betreffenden Zelltyps bezüglich der Retinulalänge (mittlerer Kernhorizont dividiert durch mittlere retinulalänge)

⁴⁾Für die ventrale 8er-Region erfolgte die Umrechnung der z-Reihen vom ventralen Achsenursprung auf den dorsalen unter Annahme einer mittleren z-Reihenanzahl von 145 (s.Abb. 5).

t-Test: ³⁾	9er/dors.8er	dors.8er/ventr.8er
I	t = 0.82 [56] ⁵⁾	t = 0.00 [49] ⁵⁾
II	t = 5.43 [56] ⁶⁾	t = 3.49 [49] ⁷⁾
III	t = 1.23 [56] ⁵⁾	t = 3.00 [49] ⁷⁾
IV		t = 2.45 [22] ⁸⁾

⁵⁾Kein signifikanter Unterschied

⁶⁾Signifikanter Unterschied für $p < 0.001$

⁷⁾Signifikanter Unterschied für $p < 0.01$

⁸⁾Signifikanter Unterschied für $p < 0.05$

[]: Freiheitsgrade

Tab. 9: Regionaler Vergleich der Rhabdom- und Rhabdomer-
flächen an der distalen Rhabdomspitze

Fläche	Retinulae		
	9er	dorsale 8er	ventrale 8er
	$\bar{x} \pm s$ n = 16	$\bar{x} \pm s$ n = 20	$\bar{x} \pm s$ n = 16
Rhabdom	5.16 $\pm$ 0.46	3.07 $\pm$ 0.23	3.82 $\pm$ 0.49
Rhabdomer 1	1.04 $\pm$ 0.15	0.42 $\pm$ 0.04	0.70 $\pm$ 0.14
Rhabdomer 2	0.36 $\pm$ 0.08	0.30 $\pm$ 0.05	0.41 $\pm$ 0.10
Rhabdomer 3	0.62 $\pm$ 0.25	0.49 $\pm$ 0.07	0.39 $\pm$ 0.08
Rhabdomer 4	0.37 $\pm$ 0.10	0.31 $\pm$ 0.04	0.38 $\pm$ 0.06
Rhabdomer 5	0.87 $\pm$ 0.08	0.40 $\pm$ 0.07	0.64 $\pm$ 0.11
Rhabdomer 6	0.33 $\pm$ 0.04	0.32 $\pm$ 0.05	0.40 $\pm$ 0.05
Rhabdomer 7	0.55 $\pm$ 0.06	0.54 $\pm$ 0.04	0.54 $\pm$ 0.09
Rhabdomer 8	0.30 $\pm$ 0.06	0.30 $\pm$ 0.06	0.41 $\pm$ 0.08
Rhabdomer 9	0.80 $\pm$ 0.07	--	--

Die Messungen sind mit dem MOP-HP-Bildauswertesystem (s. Methode) durchgeführt worden. Die mittlere Fläche und die Standardabweichung sind in μm^2 angegeben.

t-Test	9er/dors.8er	dors.8er/ventr.8er	ventr.8er/9er
Rhabdomfläche	t = 17.77 [34]	t = 6.07 [34]	t = 7.98 [30]

t-Test	9er (d9)	dors.8er (d8)	ventr.8er (v8)
Rhabdomer 1/5	t = 4.00 [30]	t = 1.11 [38] ¹⁾	t = 1.61 [30] ¹⁾
Rhabdomer 5/9	t = 2.63 [30] ²⁾		

¹⁾ Nicht signifikant verschieden.

²⁾ Signifikant verschieden für $p < 0.05$

Alle anderen Mittelwerte, die im t-Test geprüft wurden: Signifikant verschieden für $p < 0.001$

[]: Freiheitsgrade

Tab.10: Regionaler Vergleich der Mikrovilli-Zahlen in den Rhabdomeren an der distalen Rhabdomspitze

Rhabdomer	Retinulae		
	9er	dorsale 8er	ventrale 8er
	$\bar{x} \pm s$ n = 14	$\bar{x} \pm s$ n = 18	$\bar{x} \pm s$ n = 14
Rhabdomer 1	15.00 $\pm$ 1.75	9.56 $\pm$ 0.51	11.14 $\pm$ 1.96
Rhabdomer 2	6.42 $\pm$ 0.51	7.89 $\pm$ 0.58	8.57 $\pm$ 1.55
Rhabdomer 3	10.14 $\pm$ 0.86	10.89 $\pm$ 1.02	9.43 $\pm$ 1.74
Rhabdomer 4	6.71 $\pm$ 1.07	7.67 $\pm$ 0.97	7.86 $\pm$ 2.18
Rhabdomer 5	16.14 $\pm$ 1.17	9.33 $\pm$ 0.69	11.29 $\pm$ 2.20
Rhabdomer 6	6.57 $\pm$ 1.45	8.61 $\pm$ 1.20	8.00 $\pm$ 1.11
Rhabdomer 7	9.29 $\pm$ 2.43	10.33 $\pm$ 1.19	9.57 $\pm$ 2.34
Rhabdomer 8	6.43 $\pm$ 1.34	8.33 $\pm$ 0.97	8.14 $\pm$ 1.70
Rhabdomer 9	15.43 $\pm$ 1.83	--	--

t-Test	9er (d9)	dors.8er (d8)	ventr.8er (v8)
Rhabdomer 1/5	t = 2.03 [26] ¹⁾	t = 1.14 [34] ¹⁾	t = 0.19 [26] ¹⁾
Rhabdomer 5/9	t = 1.49 [26] ¹⁾		

¹⁾Nicht signifikant verschieden.

t-Test	d8/v8
Rhabdomer 1	t = 3.29 [30]
Rhabdomer 5	t = 3.57 [30]

Unterschied in beiden Fällen signifikant für $p < 0.01$

Tab.11: Regionaler Vergleich der Cytoplasmaflächen der einzelnen Retinulazellen

Retinulazelle	Cytoplasmafläche (μm^2)		
	9er	dorsale 8er	ventrale 8er
	$\bar{x} \pm s$ n = 16	$\bar{x} \pm s$ n = 12	$\bar{x} \pm s$ n = 16
RZ Nr.1	23.31 $\pm$ 2.93	15.69 $\pm$ 2.85	13.12 $\pm$ 3.15
RZ Nr.2	7.25 $\pm$ 3.40	10.88 $\pm$ 2.54	12.11 $\pm$ 2.68
RZ Nr.3	16.79 $\pm$ 2.01	20.25 $\pm$ 3.28	15.11 $\pm$ 3.47
RZ Nr.4	7.12 $\pm$ 3.25	12.85 $\pm$ 3.33	10.27 $\pm$ 1.97
RZ Nr.5	22.16 $\pm$ 2.48	15.59 $\pm$ 3.98	12.09 $\pm$ 2.02
RZ Nr.6	7.74 $\pm$ 2.10	12.57 $\pm$ 3.53	12.31 $\pm$ 2.81
RZ Nr.7	18.68 $\pm$ 3.45	22.88 $\pm$ 4.37	16.71 $\pm$ 2.75
RZ Nr.8	12.70 $\pm$ 3.06	13.43 $\pm$ 2.61	13.87 $\pm$ 2.03
RZ Nr.9	16.79 $\pm$ 2.42	--	--

t-Test:	9er (d9)	dors.8er (d8)	ventr.8er (v8)
RZ Nr.1/5	t = 1.20 [30] ¹⁾	t = 0.07 [22] ¹⁾	t = 1.10 [30] ¹⁾
RZ Nr.5/9	t = 6.20 [30]		

t-Test:	d8/v8
RZ Nr.1	t = 2.22 [26] ²⁾
RZ Nr.5	t = 3.05 [26] ³⁾

¹⁾ Kein signifikanter Unterschied

²⁾ Signifikanter Unterschied für $p < 0.05$

³⁾ Signifikanter Unterschied für $p < 0.01$

Übrige: Signifikanter Unterschied für $p < 0.001$

Tab.12: Analyse des Pigmentgranula-Gehaltes pro Querschnitts-
fläche der Retinulazellen

Retinulazelle	Pigmentgranulaanzahl		
	9er	dorsale 8er ¹⁾	ventrale 8er ²⁾
	$\bar{x} \pm s$ n = 12	$\bar{x} \pm s$ n = 12	$\bar{x} \pm s$ n = 16
RZ Nr.1	5.33 ± 3.51	4.00 ± 2.69	1.44 ± 1.03
RZ Nr.2	6.71 ± 3.58	4.92 ± 1.68	4.25 ± 2.36
RZ Nr.3	10.48 ± 3.61	7.33 ± 2.19	6.19 ± 2.83
RZ Nr.4	3.64 ± 3.06	4.42 ± 2.07	4.81 ± 1.83
RZ Nr.5	4.67 ± 3.21	3.76 ± 1.87	1.31 ± 1.45
RZ Nr.6	7.36 ± 3.02	5.18 ± 2.27	4.74 ± 2.18
RZ Nr.7	12.68 ± 3.17	9.09 ± 3.62	5.38 ± 2.03
RZ Nr.8	6.13 ± 2.08	3.73 ± 1.95	5.44 ± 2.34
RZ Nr.9	1.77 ± 1.53		

¹⁾Die Messungen sind in der dorsalsten 8er-Region durchgeführt worden.

²⁾Lokalisation der untersuchten Retinulazellen: 128.-131. z-Reihe vom dorsalen Achsenursprung [Z°] aus gezählt.

t-Test:	9er (d9)	dors.8er (d8)	ventr.8er (v8)
RZ Nr.1/5	t = 0.48 [22] ³⁾	t = 0.25 [22] ³⁾	t = 0.29 [30] ³⁾
RZ Nr.5/9	t = 2.83 [22] ⁴⁾		

t-Test:	d9/d8
RZ Nr.1	t = 1.04 [22] ³⁾
RZ Nr.5	t = 0.85 [22] ³⁾

³⁾ Kein signifikanter Unterschied.

⁴⁾ Signifikanter Unterschied für $p < 0.01$

Tab.13: Lagebestimmung zweier spezieller Ommatidiengruppen
in der dorsalen Augenregion (im x-y-z-Achsensystem)

Gruppe 1: Ommatidien, deren optische Achse annähernd parallel zur Medianebene des Kopfes orientiert ist.

Gruppe 2: Ommatidien, deren optische Achsen parallel zur Achse eines Ommatidiums am Rand des kontralateralen Auges orientiert sind.

ϑ [°]	Gruppe 1 (★ in Abb.60)				Gruppe 2 (☆ in Abb.60)			
	ζ [°]	x	y	z	ζ [°]	x	y	z
145	0	6	35	18	0	6	35	18
140	0	6	31	15	8	6	32	17
130	0	4	26	10	13	9	28	16
120	0	6	23	9	18	12	25	16
110	0	9	20	9	20	15	23	17
100	0	12	17	8	21	18	21	18
90	0	15	14	8	22	20	20	19
80	0	18	12	9	21.5	22	20	21
70	0	21	10	10	21	25	19	23
60	0	25	8	12	20	28	19	26
50	0	30	7	16	19	32	19	30
40	0	34	8	20	18	37	19	35

Tab.14: Bestimmung der kontralateralen Sehfeldausdehnung [ζ]
und des binoculären Sehbereiches [2ζ] in der dorsalen
Augenhälfte

φ [°]		ϑ [°]	ζ [°]	2ζ [°]
I	II		$\bar{x} \pm s;$	$2\bar{x} \pm 2s$
	180	145	0	0
	180	140	8 ± 1.07	16 ± 2.14
	180	130	13 ± 1.66	26 ± 3.32
	180	120	18 ± 1.46	36 ± 2.92
	180	110	20 ± 1.30	40 ± 2.60
	180	100	21 ± 1.02	42 ± 2.04
	180	90	22 ± 1.35	44 ± 2.70
0		80	21.5 ± 1.44	43 ± 2.88
0		70	21 ± 1.23	42 ± 2.46
0		60	20 ± 1.44	40 ± 2.88
0		50	19 ± 1.44	38 ± 2.88
0		40	18 ± 1.14	36 ± 2.28
0		30	17 ± 1.03	34 ± 2.06
0		20	14.5 ± 1.10	29 ± 2.20
0		10	14 ± 1.46	28 ± 2.92
0		0	14 ± 0.73	28 ± 1.46

ζ bezeichnet den Winkel zwischen der optischen Achse eines Randommatidiums und der vertikalen Symmetrieebene (Medianebene) des Kopfes (s.Abb. 2b).

2ζ repräsentiert den Binocularbereich der beiden Augen.

Bei $\varphi = 0^\circ$ liegen die Sehachsen in der vorderen Hemisphäre (I) des Sehfeldbereiches. Bei $\varphi = 180^\circ$ werden die nach hinten gerichteten Sehachsen (II) erfasst.

In 12 untersuchten Augen wurden je 8-10 Messpunkte bestimmt.

Tab.15: Abgrenzung der 9er-Region in der Übergangszone zur dorsalen 8er-Region

ϑ [°]	ζ [°]
43	anteriöerer Augenrand
50	9
60	6
70	3.5
80	3
90	3
100	3
110	4
120	5
130	8
133	posteriöerer Augenrand

Bei $\varphi = 0^\circ$. Es wurden 5-6 Messungen pro Auge in insgesamt 7 Augen durchgeführt.

Tab.16: Positionen der Achsenursprungsorte im sphärischen Koordinatensystem

Achsenursprungsort	ϑ [°]	ζ [°]
X°	123	16.5
Y°	53	19.5
Z°	112	21.5

Bei $\varphi = 0^\circ$. Die Koordinaten der Achsenursprungsorte am dorsalen Augenrand wurden in 4 Augen bestimmt.

IV. DISKUSSION

Entsprechend dem Aufbau der vorliegenden Arbeit gliedere ich die Diskussion in folgende Teile:

1. Die spezialisierte 9er-Region am dorsalsten Augenrand
- 1.1. Optische Konsequenzen der Porenkanäle in der "grauen Corneazone"
- 1.2. Struktureigentümlichkeiten der 9er-Retinalae
2. Topografische Unterschiede im Retinulabau in der 8er-Region
3. Zur Sehfeldtopologie in der dorsalen Augenhälfte
4. Funktionelle Interpretation des "UV-Fächers" in der 9er-Region

1. Die spezialisierte 9er-Region am dorsalsten Augenrand
- 1.1. Optische Konsequenzen der Porenkanäle in der "grauen Corneazone"

Die "graue Corneazone" innerhalb der ersten 5-6 dorsalsten Randreihen besitzt als charakteristische Struktureigentümlichkeit Porenkanäle, die in der Cornealinse peripher und senkrecht zur Oberfläche angeordnet sind (Abb.9,11). Porenkanäle wurden auch in der Cornea des AppositionsAuges von *Limulus polyphemus* beobachtet (EXNER,1891). Eine funktionelle Deutung dieser Struktur und eine regionale Zuordnung zu einem bestimmten Augenbereich fehlen jedoch in der zitierten Arbeit. Im Bienenauge stellen die Porenkanäle Ausstülpungen der sekundären Pigmentzellen bis in den distalen Linsenbereich dar (Abb. 12). Einzig die distalste Zone (nach der Einteilung von VARELA und WIITANEN,1970) bleibt frei von Porenkanälen. Da die "graue Zone", wie ihr Name sagt, grau und nicht dunkel wie das übrige Auge erscheint, muss Licht an irgendwelchen Strukturen des dioptrischen Apparates reflektiert werden. Den Porenkanälen könnte hier eine besondere Bedeutung zukommen.

Sowohl Cornea-Oberfläche als auch Cornea-Basis sind in der dorsalsten Randzone etwas stärker abgeflacht im Vergleich zur übrigen Cornea (Abb.6,13). Die mittlere Corneaausdehnung misst entlang der optischen Achse $25\mu\text{m}$ und wird in der "grauen Corneazone" bis auf $15\text{--}16\mu\text{m}$ reduziert (Abb.13). In der Augenmitte beträgt die mittlere Corneadicke dagegen $45\text{--}50\mu\text{m}$. Der Corneadurchmesser wurde in der "grauen Zone" mit $19\mu\text{m}$ ($\pm 3.17\mu\text{m}$; $n=20$) und in der übrigen Cornea mit $23\mu\text{m}$ ($\pm 3.04\mu\text{m}$; $n=28$) bestimmt. Für die normal strukturierte Cornea berechneten VARELA und WIITANEN (1970) die Distanz zwischen der Brennebene und der Cornea-Basis mit $60\text{--}64\mu\text{m}$, die Kristallkegellänge dagegen mit $98\mu\text{m}$. Damit liegt die Brennebene nicht an der distalsten Rhabdomspitze. Für die "graue Corneazone" sind die Brechungsindices bisher nicht bestimmt worden. Aus diesem Grunde ist die Berechnung der Brennweite noch nicht möglich. Auch direkte Messungen liegen ebenso wenig wie für die 8er-Region vor. Die Brechungsindices der drei unterscheidbaren Corneazonen einer normal strukturierten Cornealinse betragen von distal nach proximal 1.490, 1.452 und 1.435 (VARELA und WIITANEN, 1970). Die sekundären Pigmentzellen besitzen einen Brechungsindex von 1.351. Wenn die Brechungsindices in der Cornealinse der "grauen Zone" ein ähnliches Gradientensystem wie in der normal strukturierten Cornea aufweisen und die Porenkanäle als Ausstülpungen der sekundären Pigmentzellen einen Brechungsindex besitzen, der im Betrag demjenigen ihrer Zellkörper entspricht, wird mit den Porenkanälen ein Medium geringerer optischer Dichte in die "graue Zone" eingeführt. Möglicherweise beruht das "trübe Medium" der "grauen Zone" auf Reflexionen an diesen Porenkanälen, doch steht eine optische Analyse der Cornea noch aus.

Die Ausdehnung der "grauen Corneazone" stimmt im untersuchten linken Auge nicht exakt mit der Ausdehnung der 9er-Region überein (Abb.26). Sie umfasst 128 Cornealinsen und damit nur 81.5% aller 9er-Ommatidien. Vor allem im Übergangsbereich zur dorsa-

len 8er-Region und speziell in ventraler Richtung vom x-Achsenursprungsort finden sich 9er-Ommatidien, deren Cornealinsen im LM keine Porenkanäle erkennen lassen. Um als zugehörig zur "grauen Zone" gezählt zu werden, mussten die untersuchten Cornealinsen in der dorsalen Randregion um den Zentralbereich einen Hof von Porenkanälen aufweisen. Nicht als zugehörig wurden solche Linsen betrachtet, die nur vereinzelte Porenkanäle in einem Randsektor aufwiesen. Diese spezielle Anordnung der Porenkanäle kann gelegentlich in der Übergangszone zur 8er-Region beobachtet werden (vgl. Abb.14, obere Bildhälfte).

Die Herstellung von Ultradünnschnitten, die wie bei der vorliegenden LM-Tangentialschnittserie auf jedem Schnitt die gesamte 9er-Region enthalten, ist technisch kaum durchführbar, da die Cornea selbst bei den hier verwendeten frisch geschlüpften Bienen bereits recht hart ist und sich deshalb grossflächig nur schwer schneiden lässt. Eine sektorielle Untersuchung der 9er-Region erfasst nicht alle 9er-Retinulae des gleichen Auges und auch nicht alle drei dorsalen Achsenursprungsorte, die für die Anordnung der Cornealinsen mit oder ohne Porenkanäle im Facettenraster des Auges als Orientierungsmarken wichtig sind.

1.2. Struktureigentümlichkeiten der 9er-Retinulae

Der dorsalste Randbereich im Bienenauge zeichnet sich durch charakteristische Struktureigentümlichkeiten aus:

Innerhalb der spezialisierten 9er-Region, die in den beiden untersuchten Beispielen im Mittel 141 Ommatidien oder 2.56% der etwa 5500 Facetten pro Auge umfassen, bestehen die Retinulae aus neun Retinulazellen, die über die gesamte Distanz von der distalen Rhabdomspitze bis zur Basalmembran (180-200µm) das im Querschnitt asymmetrische Rhabdom aufbauen (Abb.21). Die neun langen Sehzellen in der 9er-Retinula zeigen keine systematische Rhabdomdrehung (Abb.24). Da durch die

Rhabdomdrehung in der 8er-Region die Polarisationsempfindlichkeit der langen Sehzellen weitgehend zerstört wird (BERNARD und WEHNER, 1975; WEHNER et al., 1975), sollte sie in den unverdrillten 9er-Retinulae in allen Sehzellen erhalten bleiben. Eine hohe Polarisationsempfindlichkeit in den UV-Zellen ist für das Polarisationssehen von entscheidender Bedeutung. Aufgrund der Übereinstimmung von charakteristischen Struktureigentümlichkeiten in drei Zellen der 9er-Retinula mit den entsprechenden Merkmalen in den langen UV-Zellen der 8er-Region wurden erstere als UV-Zellen in der 9er-Region postuliert. Diese UV-Zellen in den 9er-Retinulae können erst eindeutig identifiziert werden, wenn ihre Spektralempfindlichkeiten mit elektrophysiologischen Methoden nachgewiesen, die abgeleiteten Zellen mit einem Farbstoff markiert und ihre Axonendigungen in der Medulla mit histologischen Methoden bestätigt sind. Die drei potentiellen UV-Zellen besitzen nach eigenen Beobachtungen in der Pseudocartridge die drei dünnsten Axonprofile (in Vorb.), was ebenfalls ein typisches Merkmal für die UV-Zellen in der 8er-Region darstellt (RIBI, 1974; SOMMER und WEHNER, 1975). Der elektrophysiologische Nachweis der UV-Zellen in der 8er-Region und die Projektion der markierten langen UV-Axone in die Medulla wurde von MENZEL und BLAKERS (1976) erbracht.

Von den minimal drei verschiedenen Mikrovilli-Richtungen im 9er-Rhabdom sind diejenigen der drei potentiellen UV-Zellen orthogonal zueinander angeordnet (Abb. 23). Damit stehen einer möglichen E-Vektor-Detektion pro Retinula zwei senkrecht aufeinander stehende Analysatorrichtungen zur Verfügung. Als spezielles Strukturmerkmal sind die Mikrovilli-Richtungen der beiden parallel zueinander orientierten UV-Zellen in der Retinula innerhalb der 9er-Region fächerförmig zum dorsalsten Augenrand hin ausgerichtet (Abb. 25, 26). Die sX- und sY-Rhabdomtypen zeigen innerhalb des "UV-Fächers" bei etwa gleichem Zahlenverhältnis eine scheinbar zufällige Verteilung. Aufgrund der orthogonalen Mikrovilli-Anordnung der UV-Zellen können die vier unterscheidbaren

Rhabdomtypen innerhalb des "UV-Fächers" bezüglich der E-Vektorabsorption als gleichwertig betrachtet werden. Die funktionelle Bedeutung dieser speziellen Anordnung der UV-Rezeptoren in der 9er-Region wird in Abschnitt 4 diskutiert. In der 9er-Retinula beträgt der Rhabdomeranteil der drei UV-Zellen an der Rhabdomfläche (an der distalen Rhabdomspitze) je 17.51% und zusammen 52.53% (Tab.9). Als Folge davon ist die Absorptionswahrscheinlichkeit im UV-Bereich des Spektrums recht hoch. Damit erreichen die UV-Rezeptoren auch bei kürzerer Retinulalänge in der 9er-Region im Vergleich zur ventralen Augenhälfte eine hohe Gesamtabsorption. Im Gegensatz dazu sind die Rhabdomeranteile der beiden langen UV-Zellen an der Rhabdomfläche (an der distalen Rhabdomspitze) mit je 13.36% (zusammen 26.72%) in der dorsalen 8er-Region bzw. mit je 17.54% (zusammen 35.08%) in der ventralen 8er-Region deutlich kleiner als in der spezialisierten Randzone. Im Auge der australischen Ameise *Myrmecia gulosa* besitzen die beiden langen UV-Zellen im Rhabdomquerschnitt die kleinsten Rhabdomerflächen (MENZEL und BLAKERS, 1975).

Eine orthogonale Anordnung der UV-Rezeptoren innerhalb einer Retinula findet sich im Bienenauge ausschliesslich in der 9er-Region. In der 8er-Region besitzen die basalen UV-Zellen Nr.9 die gleiche Mikrovilli-Richtung wie die ersetzten langen UV-Zellen, zeigen jedoch infolge der Rhabdomdrehung eine systematische Abweichung von der dorso-ventralen Nullrichtung an der Rhabdomspitze.

Spezialisierte 9er-Retinulae wurden auch im dorsalsten Randbereich im Auge der Drohne, bei der Hummel (eigene Beobachtungen) und bei *Apis florea* (GEIGER, unpubl.) gefunden. Im Auge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* hat HERRLING (1975, 1976) am dorsalsten Augenrand eine spezialisierte Zone mit hantelförmigen Rhabdomquerschnitten nachgewiesen. Die Struktureigentümlichkeiten dieser speziellen Retinulae sind von RÄBER (in Vorb.) weiter untersucht worden. SCHINZ (pers. Mitteilung) hat auch bei der Unterart *Apis mellifera carnica* 9er-Retinulae gefunden und

ihre Anzahl bestimmt. Die erhaltenen Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Vergleich der spezialisierten Region am dorsalsten Augenrand bei einigen Hymenopteren-Arten:

Species	Randregion	n _R ¹⁾	Anteil	n _O ²⁾
<i>Apis mellifera mellifera</i>	9er-Retinulae	141	2.56%	5500
<i>Apis mellifera carnica</i>	9er-Retinulae	107 ³⁾	1.97%	5432 ⁴⁾
<i>Apis florea</i>	9er-Retinulae	76	2.00%	3800 ⁵⁾
<i>Cataglyphis bicolor</i> ♂	Typ III-Zellen	100	7.97%	1254 ⁶⁾
<i>Cataglyphis bicolor</i> ♂	Typ III-Zellen	130	8.67%	1500 ⁶⁾

1) Mittlere Anzahl der Ommatidien in der spezialisierten Randregion

2) Mittlere Anzahl der Ommatidien im Komplexauge

3) SCHINZ (pers. Mitteilung)

4) SEIDL und KAISER (in Vorbereitung)

5) GEIGER (pers. Mitteilung)

6) RÄBER (in Vorbereitung)

Die Tabelle zeigt, dass diese spezielle Randregion bei den untersuchten Arten unabhängig von der Facettenzahl im Auge aus einer ähnlich grossen Anzahl von spezialisierten Retinulae aufgebaut wird. Möglicherweise müssen für eine spezifische Funktion, die dieser Region zugrunde liegt, im Mittel 100-120 Ommatidien eingesetzt werden. Die funktionelle Bedeutung dieser Region kann allein im Verhaltensversuch geklärt werden.

2. Strukturmerkmale im Retinulabau der 8er-Region

Als wesentliches Strukturmerkmal in der 8er-Region gilt die auch in dieser Arbeit wieder beobachtete Rhabdomdrehung. Sie konnte dorsal auch mit anderen Untersuchungsmethoden (Gefrier-substitution und Gefrierätztechnik) als der konventionellen EM-Fixationstechnik bestätigt werden. Damit möchte ich mögliche Präparationsartefakte, die eine Rhabdomdrehung entstehen lassen könnten, weitgehend ausschliessen (s. Kap. 4). Ein weiteres Beweisverfahren, das hier zusätzlich Klarheit verschaffen würde, bestünde in der Anfertigung von Längsschnitten durch ein Rhabdom mittels der Gefrierätztechnik. Die Rhabdomdrehung kann so von distal nach proximal erfasst werden. Das Prinzip ist in Abb.44 aufgezeigt. Die Schwierigkeit bei dieser Untersuchung liegt jedoch darin, dass Brüche über die gesamte Rhabdomlänge von 200-340µm Ausdehnung, die zugleich exakt in der Längsachse verlaufen müssen, nur schwierig zu erhalten sind.

In der ventralen Retina konnte eine Rhabdomdrehung nun ebenfalls nachgewiesen werden. Die vorliegende Untersuchung der Rhabdomdrehung im Bienenauge zeigt, dass die kürzeren Retinulae in der dorsalen Region mit einer mittleren Drehrate von $0.87^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ (bei 250-260µm Retinulalänge) relativ stärker drehen als die etwas längeren Retinulae in der ventralen Region mit $0.83^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ (bei 300-310µm Retinulalänge). Dieser Befund wird damit erklärt, dass die Retinulae in der dorsalen Region bezüglich der Retinulalänge stärker drehen, um die gleiche Ausrichtung der Axonbündel proximal der Basalmembran zu realisieren wie diejenige der ventralen Axonbündel. Bei einer Rhabdomdrehung von 270° (oder 90°) ist die Ausrichtung der Querachse der Pseudocartridges in dorso-ventraler Richtung gewährleistet. Dieser hohe Ordnungsgrad in der Orientierung der Axonbündel konnte von SOMMER und WEHNER (1975) und RIBI (1975a) bestätigt werden. In der untersuchten Region wurde eine maximale Rhabdomdrehung von $248-263^{\circ}$ und ventral eine solche von $260-286^{\circ}$ gemessen. Damit wird die zu realisierende 270° -Drehung dorsal annähernd und ventral im Mittel erreicht.

Eine systematische Rhabdomdrehung fanden MENZEL und BLAKERS (1975) auch im Auge der australischen Ameise *Myrmecia gulosa*. Die mittlere Twistrate beträgt $0.58^\circ \cdot \mu\text{m}^{-1}$ (cit. in WEHNER, 1976a). Im Auge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* zeigen die Rhabdome keine Drehung (HERRLING, 1975, 1976; RÄBER, in Vorb.). Dagegen hat SMOLA (1978) auch im "offenen" Rhabdom von *Calliphora erythrocephala* (Diptera) in ca. 200 Ommatidien knapp unterhalb des Äquators eine Rhabdomdrehung beobachtet.

Im geschichteten Rhabdom von Kleinlibellen (*Ishunura senegalensis* und *Cersion calmarum*) konnte ein schwacher Twist in vier Retinulazellen über die kurze Distanz von 20-30 μm nachgewiesen werden (NINOMIYA et al., 1969). Der Grund für diese Rhabdomdrehung in den vier mittleren Zellen kann damit erklärt werden, dass diese die am distalsten gelegene Zelle ersetzen und dabei die Ausrichtung ihrer Mikrovilli neu orientieren. In der ventralen Retina im Auge von *Hemicordulia tau* (Corduliidae) fanden LAUGHLIN und MCGINNESS (1978) eine schwache Rhabdomdrehung in der Sehzelle Nr.1 im distalen Retinulabereich.

Bei der Untersuchung der Lateralaugen von Springspinnen (*Salticidae*) stellten DUELLI et al. (in Vorb.) eine Rhabdomdrehung und die gleiche Korrelation zwischen Drehrate und Retinulalänge wie bei der Biene fest.

Die funktionelle Konsequenz der Rhabdomdrehung liegt in der weitgehenden Zerstörung der Polarisationsempfindlichkeit (PS) der Sehzellen. Einzig für die kurze basale UV-Zelle Nr.9 im Bienenauge wurde ein PS-Wert von 4.2 bei einem dichroitischen Verhältnis von 5 bzw. ein PS-Wert von 7.1 bei einem dichroitischen Verhältnis von 10 berechnet (WEHNER et al., 1975). MENZEL und SNYDER (1974) haben bei elektrophysiologischen Untersuchungen dieser basalen UV-Zelle eine Polarisationsempfindlichkeit nachweisen können. Nach dem Modell von WEHNER (cit. in WEHNER et al., 1975) ist eine E-Vektor-Analyse in der 8er-Region der Bienenretina theoretisch möglich. Dieser Befund wird im Zusammenhang mit der funktionellen Interpretation des "UV-Fächers" in der

9er-Region diskutiert (s.Abschnitt 4).

Die Analyse der Rhabdomgeometrie im Bienenauge zeigt, dass die Rhabdomquerachse in der 9er- und ventralen 8er-Region auf halber Retinulalänge umspringt (Abb.19,32,33). In den Arbeiten von GRIBAKIN (1969;1972;1974;1975 vgl. Abb. 8.5; und cit. in MENZEL,1975,S.375) wurde diese Struktureigentümlichkeit in der ventralen Retina nicht berücksichtigt und konsequenterweise im proximalen Teil der Retina die Typ I- mit den Typ III-Zellen verwechselt. Die basale UV-Zelle ersetzt eine der beiden Typ I-Zellen und besitzt die gleiche Mikrovilli-Orientierung wie diese (s.Abb.34,35).

3. Zur Sehfeldtopologie in der dorsalen Augenhälfte

Die Entdeckung der fächerförmigen Anordnung der UV-Rezeptoren in der 9er-Region führt zur Frage nach einem funktionellen Zusammenhang mit dem Polarisationssehen. Eine wichtige Voraussetzung für die Diskussion der funktionellen Aspekte dieses "UV-Fächers" ist die Kenntnis der räumlichen Anordnung dieser spezialisierten Region: Welcher Himmelsausschnitt wird durch die Rezeptoren der 9er-Retinulae erfasst?

Mit Hilfe des Pseudopupillenphänomens konnte die Raumgeometrie der 9er-Region und zugleich der binoculäre Sehfeldbereich in der dorsalen Augenhälfte bestimmt werden. Die Grenzlinie zwischen dem kontralateralen und dem ipsilateralen Sehbereich wird von 8er-Ommatidien in der Übergangszone zur 9er-Region gebildet, deren optische Achsen annähernd parallel zur vertikalen Symmetrieebene (Medianebene) des Kopfes ausgerichtet sind. Damit blickt die 9er-Region vollständig in das kontralaterale Sehfeld. Am vorderen Augenrand liegt die Begrenzung in 43° Elevation über dem Horizont und am hinteren Rand in einer Höhe von 47° über dem Horizont. Die grösste Ausdehnung in der Breite findet sich mit 19° pro Auge auf demjenigen Grosskreis durch Zenit und Nadir, der senkrecht zur Medianebene ausgerichtet ist (Abb.61). Die kontralaterale Sehfeldausdehnung wurde an dieser Stelle mit 22° ($\pm 1.35^\circ$) bestimmt und die grösste Breite des binoculären Sehfeldes entsprechend mit 44° ($\pm 2.70^\circ$). Die Ausdehnung des binoculären Sehfeldes beträgt am Horizont 28° ($\pm 1.46^\circ$). Am hinteren Augenrand keilt der Binocularbereich bei 35° Elevation aus (Abb.59).

SEIDL und KAISER (in Vorb.) haben mit der gleichen Methode die binoculäre Sehfeldausdehnung im Auge von *Apis mellifera carnica* untersucht. Eine weitere Untersuchung von FRANTSEVICH und PICHKA (1976) an verschiedenen Insekten, darunter auch *Apis mellifera*, liegt vor, bei der die Ausdehnung des binoculären Sehfeldes im Horizontbereich angegeben wird.

In der folgenden Tabelle sind die erhaltenen Werte zusammengefasst:

Mittlere Ausdehnung des binoculären Sehfeldes bei *Apis mellifera* senkrecht zur Medianebene des Kopfes:

Raumposition	<i>Apis mellifera mellifera</i> ¹	<i>Apis mellifera carnica</i> ²	A.m. ³
Zenit	44° (max. 52°)	41°	-
Horizont	28°	> 29°	32°
Nadir	-	31°	-

¹) eigene Messungen

²) nach SEIDL und KAISER (in Vorb.)

³) nach FRANTSEVICH und PICHKA (1976)

Die dargestellten Werte zeigen eine gute Übereinstimmung. Abweichungen können u.a. daher rühren, dass die Position des optimalen Aufleuchtens der Pseudopupille subjektiv festgelegt wird. SEIDL und KAISER bestimmten den Horizont 480µm oberhalb der Antennenbasis. Bei meinen Untersuchungen wurde der Horizontkreis 500µm über der Antennenbasis angenommen. Nach FRANTSEVICH und PICHKA liegen 1080 (oder 21%) von insgesamt 5050 Facetten im binoculären Sehbereich. Nach SEIDL und KAISER gehören 31% der Ommatidien im Bienenauge zur binoculären Zone. Bei meinen Messungen interessierte vor allem die Ausdehnung des binoculären Sehbereiches in der dorsalen Augenhälfte. Die ventrale Region wurde nicht untersucht. Deshalb liegen keine eigenen Resultate über den Anteil des gesamten binoculären Sehfeldes am Auge vor.

4. Funktionelle Interpretation des "UV-Fächers" in der 9er-Region

Die fächerförmige Anordnung der UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 am dorsalsten Augenrand ist für das Polarisationssehen möglicherweise von Bedeutung. Dieser funktionelle Aspekt wird im folgenden Abschnitt diskutiert.

Für die E-Vektor-Detektion verwenden Bienen und Ameisen (*Cataglyphis bicolor*) die Ultraviolett-Rezeptoren der dorsalen Augenhälfte (Bienen: von FRISCH, 1965, S.419; von HELVERSEN und EDRICH, 1974, 1975. Ameisen: WEILER und HUBER, 1972; DUELLI und WEHNER, 1973; DUELLI, 1974). Verhaltensversuche haben zudem gezeigt, dass Bienen und die erwähnten Wüstenameisen die Fähigkeit besitzen, die E-Vektor-Detektion weitgehend unabhängig von Lichtintensität und Polarisationsgrad durchzuführen (von FRISCH, 1965, S.384ff.; DUELLI, 1974). Anfänglich herrschte die Meinung vor, dass alle oder doch die meisten der Rezeptorzellen im Bienenauge polarisationsempfindlich seien. Auf dieser Vorstellung basierten die bekannten 4- und 8-Sternmodelle, mit denen man versuchte, die beiden orthogonal zueinander angeordneten Mikrovilli-Richtungen im Bienenrhabdom funktionell zu deuten (von FRISCH, 1965, S.387ff.; GRIBAKIN, 1972; SKRZIPEK, 1973).

Mit Hilfe intrazellulärer Ableitungen konnten MENZEL und SNYDER (1974) zeigen, dass nur die kurze basale UV-Zelle Nr.9 polarisationsempfindlich ist. Zudem postulierten diese Autoren, dass die neunte Zelle ausschliesslich auf ultraviolettes Licht reagiert, also kein Nebenmaximum im Grünbereich besitzt, wie es für die langen UV-Rezeptoren mit verschiedenen angeordneten Mikrovilli-Richtungen gefunden wurde. Theoretische Überlegungen, wie viele UV-Rezeptoren mit verschiedenen angeordneten Mikrovilli-Richtungen notwendig sind, um eine eindeutige E-Vektor-Detektion zu gewährleisten, führten zu den bekannten Minimalmodellen für die E-Vektor-Analyse (KIRSCHFELD, 1972): der Sukzessiv-Methode und der Simultan-Methode (vgl. Einleitung).

Sind die Rhabdome des Bienenauges dagegen vertwistet, ergeben bei gefundener Twistrate und realistischen Annahmen über Dichroismus und Doppelbrechung der Rhabdomere durchgeführte Berechnungen, dass in Ommatidien mit verdrehtem Rhabdom nur die basale neunte Zelle polarisationsempfindlich bleibt. Dann ergäbe sich für die E-Vektor-Analyse im Bienenauge folgende Möglichkeit: Für die E-Vektor-Analyse arbeiten zwei polarisationsempfindliche Rezeptoren (Mikrovilli-Richtungen $\alpha_2 \approx \alpha_1 + 90^\circ$) mit einem polarisationsunempfindlichen UV-Rezeptor zusammen. Diese minimalen Bedingungen zur E-Vektor-Analyse würden von zwei benachbarten Ommatidien mit entgegengesetzt verdrehten Retinulae erfüllt (WEHNER et al., 1975).

Im Gegensatz zur Situation in der 8er-Region tritt in der 9er-Region keine Rhabdomdrehung auf. Damit müsste das oben dargestellte Prinzip der E-Vektor-Detektion auf die 8er-Region beschränkt bleiben. Aufgrund des speziellen Ommatidienbauplanes in der 9er-Region ergeben sich hinsichtlich des Polarisationssehens folgende Konsequenzen: die Ommatidien am dorsalsten Augenrand besitzen mit $180\text{--}200\mu\text{m}$ die kürzesten Retinulalängen im Auge und zeigen keinen Rhabdomtwist. Diese beiden Faktoren lassen in den 9er-Retinulae eine hohe Polarisationsempfindlichkeit im Vergleich zu den langen Sehzellen der 8er-Retinulae erwarten. In der Tat konnten polarisationsempfindliche Zellen mit elektrophysiologischen Ableitungen in dieser 9er-Region nachgewiesen werden (LABHART, in Vorb.).

Die vorliegende Arbeit postuliert aufgrund von Analogievergleichen der charakteristischen Strukturmerkmale der UV-Zellen in der 8er-Retinula für die 9er-Retinula ebenfalls drei UV-Rezeptoren. Zwei davon (Nr.1 und 5) besitzen die gleiche Mikrovilli-Richtung, die Mikrovilli der dritten (Nr.9) sind senkrecht dazu angeordnet. Alle diese UV-Rezeptoren der Zellen Nr.1 und 5 ordnen sich über die gesamte Region hinweg in einem Fächer an. Die Fächerstrahlen treffen sich ungefähr in einem Punkt, der im Bereich zwischen dorsalstem Augenrand und lateralem Ocellus (näher beim Augenrand) liegt.

Die Symmetrieachse dieses "UV-Fächers" schneidet 4-5 Ommatidien vor dem z-Achsenursprung [Z°] den dorsalen Augenrand. Nach den durchgeführten optischen Messungen liegt diese Symmetrieachse ca. $4-5^\circ$ vor dem Zenit (vgl. Abb.62). Wäre sie so angeordnet, dass sie genau durch den Zenit hindurchführte, dann wäre der Kopf bei natürlicher Haltung um den Betrag von $4-5^\circ$ weniger steil bezüglich der Körperlängsachse ausgerichtet. Die Kopfstellung muss in weiteren Filmserien von fliegenden Bienen noch genauer gemessen werden. Der "UV-Fächer" liegt wie die gesamte 9er-Region im kontralateralen Sehfeld (Abb.57). Die Lageposition der 9er-Region im Raumkoordinaten-System ist Abb.61 zu entnehmen: Die beiden "UV-Fächer" grenzen an die 8er-Ommatidien in der dorsalen Übergangszone und entlang einer Strecke von ca. 20° vor bis ca. 10° hinter dem Zenit an diejenigen 8er-Ommatidien, die in der Medianebene des Kopfes liegen (Abb.57 und 60). Die Ausdehnung des "UV-Fächers" ist in beiden Augen bezüglich der Medianebene des Kopfes symmetrisch. Die grösste Breite pro Auge beträgt 19° und liegt auf der durch den Zenit führenden Senkrechten zur Medianebene des Kopfes. Die grösste Ausdehnung liegt in anteriorer Richtung 47° vom Zenit entfernt und in posteriorer Richtung bei 43° vom Zenit aus gemessen. Damit erfassen die beiden "UV-Fächer" einen Himmelsausschnitt von 90° Ausdehnung in der Längsrichtung (parallel zur Medianebene des Kopfes) und $38^\circ-44^\circ$ Ausdehnung in der Breite.

Eine mögliche funktionelle Bedeutung dieses "UV-Fächers" sei anhand von Navigationsbeispielen diskutiert:

Im ersten Fall (Abb.63) wird die Sollrichtung 90° links des Sonnenazimuts festgelegt. Die Biene kann diese Kursrichtung dann konstant beibehalten, wenn die Mikrovilli in denjenigen UV-Rezeptoren maximal erregt werden, die einerseits parallel zur Medianebene des Kopfes und andererseits senkrecht zur Solaren orientiert sind, da die E-Vektoren auf der Solaren horizontal liegen. In Abb.63 erfüllen die Mikrovilli der UV-Rezeptoren Nr.9 (Doppelpfeile) in a und a' bzw. diejenigen der UV-Rezeptoren Nr.1

und 5 (Querbalken) in c und e diese Bedingungen.

Im zweiten Fall (Abb.64) wird eine Sollrichtung 45° links des Sonnenazimutes angenommen. Bei diesem Kurswinkel werden die Mikrovilli der UV-Zellen Nr.1 und 5 (Querbalken) in d und d' bzw. diejenigen der UV-Zellen Nr.9 (Doppelpfeile) in b und b' maximal erregt.

Im dritten Fall (Abb.65) verläuft die Solare parallel zur Medianebene des Kopfes. Aufgrund der Fächertopologie der UV-Rezeptoren werden bei diesem Flug in Richtung auf die Sonne die Mikrovilli der UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 (Querbalken) in a und a' maximal und diejenigen der UV-Rezeptoren Nr.9 (Doppelpfeile) in den gleichen Retinulae dagegen minimal erregt. Die Retinabezirke e und e' liefern die umgekehrte Situation: hier werden die Mikrovilli der Zellen Nr.9 (Doppelpfeile) minimal, diejenigen der Zellen Nr.1 und 5 (Querbalken) jedoch maximal erregt.

Diese in Abhängigkeit vom Kurswinkel variierende räumliche Erregungsverteilung könnte zur Navigation herangezogen werden, ohne dass das Insekt eine eindeutige E-Vektor-Analyse vornehmen müsste (WEHNER, 1979).

Im Auge von *Gryllus bimaculatus* beschreibt BURGHause (1978) ebenfalls eine fächerförmige Rhabdomausrichtung, die aber hinsichtlich der potentiellen Bedeutung für die Navigation nach dem polarisierten Himmelsmuster nicht interpretiert wird. Auch im Auge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* konnte RÄBER (in Vorb.) kürzlich eine fächerförmige Anordnung der Rhabdome im dorsalen Augenbereich nachweisen.

Diese weite Verbreitung spezialisierter dorsaler Randbereiche innerhalb der Insektenretina lässt auf eine funktionelle Bedeutung - möglicherweise bei der Himmelsnavigation - schließen.

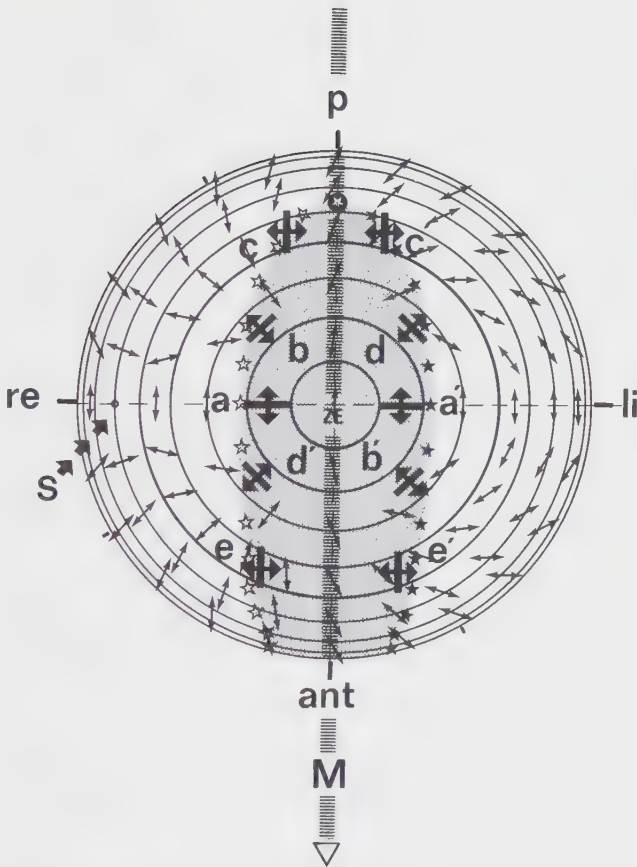


Abb.63: Darstellung des "UV-Fächers" im Raumkoordinaten-System. Zusätzlich ist die Polarisierung des Himmels bei 30° Sonnenhöhe (nach STOCKHAMMER, 1959, cit. in von FRISCH, 1965, S.387) aufgezeigt.

1. Fall: Kursrichtung 90° links des Sonnenazimuts.

M: Medianebene des Kopfes, re: rechte Hemisphäre, li: linke Hemisphäre, ant: anterior, p: posterior. a, a'/b, b'/c, c'/d, d'/e, e': Orientierung von ausgewählten UV-Zellen innerhalb des "UV-Fächers" in der 9er-Region: UV-Rezeptoren Nr.1 und 5 (mit paralleler Mikrovilli-Anordnung): Querbalken, UV-Zelle Nr.9: Doppelpfeil. Sternsymbole: Kontralaterale Sehfeldgrenze, Rasterfolie: binokuläres Sehfeld in der dorsalen Kopfhälfte. S: Sonnenposition; kurze Doppelpfeile: E-Vektor-Ausrichtung. Pfeilspitze: Flugrichtung, ZE: Zenit.

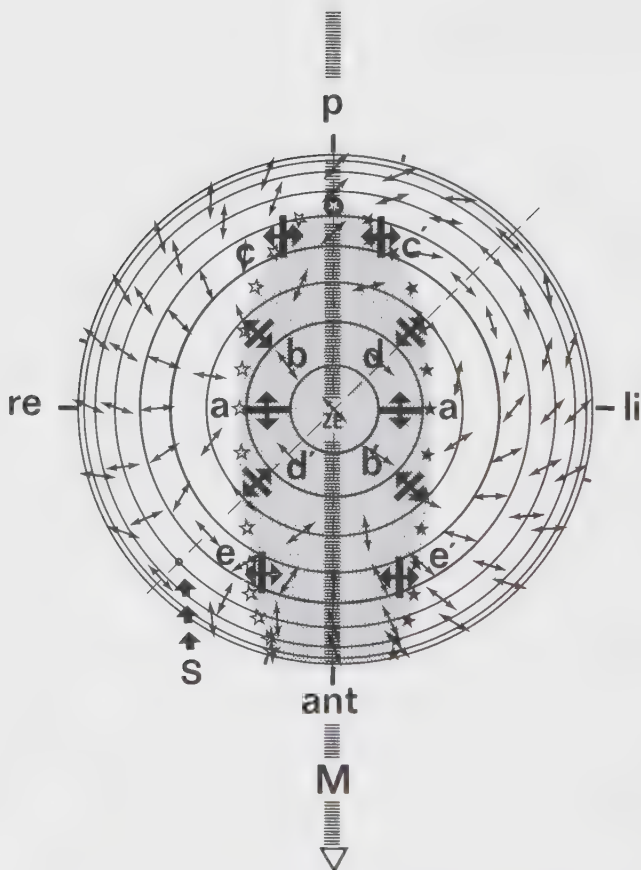


Abb.64: 2.Fall: Kursrichtung 45° links des Sonnenazimuts.
Legende wie in Abb.63.

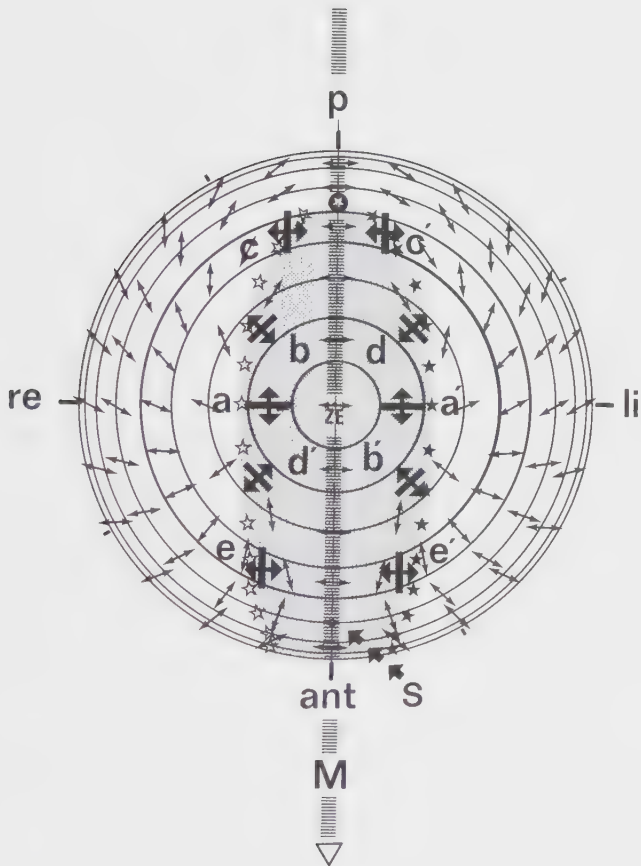


Abb.65: Solare parallel zur Medianebene des Kopfes ausgerichtet.
 3.Fall: Kursrichtung auf die Sonne zu.
 Legende wie in Abb.63.

LITERATURVERZEICHNIS

- Autrum, H., Zwehl, V. von: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. *Z. Vergl. Physiol.* 48, 357-384 (1964)
- Bardale, C. F.: Struktur, Biochemie und Funktion der Mikrotubuli. *Cytobiol.* 7 (4), 442-488 (1973)
- Batschelet, E.: Statistical Methods for the Analysis of Problems in Animal Orientation and Certain Biological Rhythms. *Am.Inst.Biol.Sc.* (1965)
- Baumgärtner, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 7, 56-143 (1928)
- Beersma, D.G.M., Stavenga, D.G., Kuiper, J.W.: Retinal lattice, visual field and binocularities in flies. Dependence on species and sex. *J. comp. Physiol.* 119, 207-220 (1977)
- Bennett, H.S., Luft, J.H.: s-Collidine as a basis for buffering fixatives. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 6, 113 (1959)
- Bernard, G.D.: Physiological optics of the fused rhabdom. In: Photoreceptor Optics. Snyder, A.W., Menzel, R. (eds.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975, pp. 78-97
- Bernard, G.D., Wehner, R.: Dichroism, birefringence and structural twist in polarized light detectors of insects. *Biol. Bull.* 149, 421 (1975)
- Braitenberg, V.B.: Ordnung und Orientierung der Elemente im Sehsystem der Fliege. *Kybernetik* 7, 235 (1970)
- Braitenberg, V.B.: Periodic structures and structural gradients in the visual ganglia of the fly. In: Information Processing in the Visual System of Arthropods. Wehner, R. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1972, pp. 3-15.
- Braitenberg, V., Hauser-Holschuh, H.: Patterns of Projection in the Visual System of the Fly. II. Quantitative Aspects of Second Order Neurons in Relation to Models of Movement Perception. *Exp. Brain Res.* 16, 184-209 (1972)
- Burghause, F.: Vergleichende Untersuchungen über die unterschiedlich organisierten Doppelaugen von *Baëtis* (Ephemeroptera), *Gyrinus* (Coleoptera) und mehrerer Grillenarten (Orthoptera). Dissertation Freie Universität Berlin (1978)
- Cajal, S.R., Sanchez, D.: Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. *Trab.Lab.Invest.Biol.Univ.Madrid* 13, 1-168 (1915)
- Carricaburu, P.: L'acuité visuelle de l'oeil composé. Experimentation sur un modèle. *Vision Res.* 7, 909, (1967)
- Daumer, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 38, 413-478 (1956)
- Duelli, P., Wehner, R.: The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol.* 86, 37-53 (1973)
- Duelli, P.: Polarisationsmusterorientierung bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Dissertation Universität Zürich (1974)
- Duelli, P.: A Fovea for e-Vector Orientation in the Eye of *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol.* 102, 43-56 (1975)
- Duelli, P., Duelli, R., Hardie, R.C., Bernard, G.D.: Rhabdom twist and polarization sensitivity in the lateral eyes of jumping spiders (Salticidae). In Vorbereitung.

- Edrich, W., Helversen O. von : Polarized Light Orientation of the Honey Bee: The Minimum Visual Angle. J. Comp. Physiol. 109, 309-314 (1976)
- Exner, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Deuticke, Leipzig und Wien (1891)
- Flatt, I. : Optische Fixierreaktion und raumkonstantes Lernen bei der Honigbiene (*Apis mellifera*). Dissertation Universität Zürich (1975)
- Franceschini, N.: Pupil and Pseudopupil in the compound eye of *Drosophila*. In: Information Processing in the Visual System of Arthropods. Wehner, R. (ed.), pp. 75-82. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1972)
- Franceschini, N.: Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: Fundamentals and applications. In: Photoreceptor optics. Snyder, A.W., Menzel, R. (eds.), pp. 98-125. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1975)
- Franceschini, N., Kirschfeld, K.: Etude optique in vivo des éléments photorécepteurs dans l'oeil composé de *Drosophila*. Kybernetik 8, 1-13 (1971a)
- Franceschini, N., Kirschfeld, K.: Les phénomènes des pseudopupille dans l'oeil de *Drosophila*. Kybernetik 9, 159-182 (1971b)
- Frantsevich, L.I., Pichka, V.E.: The Size of Binocular Zone of the Visual Field in Insects. J. Evol. Biochem. Physiol. (USSR) 12, 461-465 (1976)
- Frisch, K. von : Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia 5, 142-148 (1949)
- Frisch, K. von: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1965)
- Geiger, E.: Das verteilte Rhabdom im Bienenauge. Diplomarbeit Universität Zürich (1976)
- Geyer, G.: Ultrahistochemie. Stuttgart: Fischer (1973)
- Gogala, M.: Die spektrale Empfindlichkeit der Doppelaugen von *Ascalaphus macaronius* (Neuroptera, Ascalaphidae). Z. Vergl. Physiol. 57, 232-243 (1967)
- Gogala, M., Hamdorf, K., Schwemer, J.: UV-Sehfarbstoff bei Insekten. Z. Vergl. Physiol. 70, 410-413 (1970)
- Goldsmith, T.H.: Fine structure of the retinae in the compound eye of the honeybee. J. Cell Biol. 14, 489-494 (1962)
- Goldsmith, T.H., Fernandez, H.R.: Some photochemical and physiological aspects of visual excitations in compound eyes. In: Functional Organization of the Compound Eye. Bernhard, C.G. (ed.) New York: Pergamon Press (1966)
- Gribakin, F.G.: Ultrastructural organization of photoreceptor cells of compound eye of the honeybee *Apis mellifera* (Russian). Zh. evolyutsionnoi biochemii i fiziologii 3, 66 (1967a)
- Gribakin, F.G.: The types of photoreceptor cells of the compound eye of the honeybee worker as revealed by electron microscopy. (Russian). Tsitologia 9, 1276 (1967b)
- Gribakin, F.G.: The ultrastructural organization of photoreceptors of insects. (Russian). Trudy Vsesoyuznogo Entomologicheskogo Obshchestva, 53, 238 (1969a)
- Gribakin, F.G.: The types of photoreceptor cells of the compound eye of the honeybee relative to their spectral sensitivities. (Russian). Tsitologia 11, 308 (1969b)

- Gribakin, F.G.: Cellular basis of colour vision in the honey bee. *Nature*, Lond. 223, 639 (1969c)
- Gribakin, F.G.: The distribution of the long wave photoreceptors in the compound eye of the honeybee as revealed by selective osmic staining. *Vis. Res.* 12, 1125-1230 (1972)
- Gribakin, F.G.: Functional morphology of the compound eye of the bee. In: *The Compound Eye and Vision of Insects*. Horridge, G.A. (ed.), Oxford: Clarendon pp.154-176 (1975)
- Grundler, O.J.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge von *Apis mellifera*. Zulassungsarbeit zur wiss. Prüfung für das Lehramt an Gymnasien, Universität Würzburg (1972)
- Grundler, O.J.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). I. Untersuchungen zur Morphologie und Anordnung der neun Retinulazellen in Ommatidien verschiedener Augenbereiche und zur Perzeption linear polarisierten Lichtes. *Cytobiol.* 9, 203-220 (1974)
- Helversen, O. von: Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J. Comp. Physiol.* 80, 439-472 (1972)
- Helversen, O. von, Edrich, W.: Der Polarisationsempfänger im Bienenauge: ein Ultraviolett-rezeptor. *J. Comp. Physiol.* 94, 33-47 (1974)
- Helversen, O. von, Edrich, W.: Polarised Light Evaluation in honeybees. DFG-Meeting über "Neuronale Mechanismen des Verhaltens", Konstanz 1977
- Herrling, P.L.: Topographische Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der Retina von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (*Formicidae, Hymenoptera*). Dissertation Universität Zürich (1975)
- Herrling, P.L.: Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of *Cataglyphis bicolor* Fabr. (*Formicidae, Hymenoptera*). *Cell Tiss. Res.* 169, 247-266 (1976)
- Karnovsky, M.J.: A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for the use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 27, 137A-138A, (1965)
- Kaiser, W.: The spectral sensitivity of the honeybee's optomotor walking response. *J. Comp. Physiol.* 90, 405-408 (1974)
- Kaiser, W.: The relationship between visual movement detection and colour vision in insects. In: *The Compound Eye and Vision of Insects*. Horridge (ed.) Oxford: Clarendon, pp.359-377 (1975)
- Kaiser, W., Liske, E.: A preliminary report on the analysis of the optomotor system of the bee. Behavioural studies with spectral lights. In: *Information Processing in the Visual System of Arthropods*. Wehner, R. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer, pp.163-165 (1972)
- Kaiser, W., Seidl, R., Vollmar, J.: The participation of all three colour receptors in the phototactic behaviour of fixed walking honeybees. *J. Comp. Physiol.* 122, 27-44 (1977)
- Kaiser, W., Liske, E.: Die optomotorischen Reaktionen von fixiert fliegenden Bienen bei Reizung mit Spektrallichtern. *J. Comp. Physiol.* 89, 391-408 (1974)
- Kirschfeld, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Exp. Brain Res.* 3, 248-270 (1967)
- Kirschfeld, K.: Optics of the compound eye. In: *Processing of optical data by organisms and by machines*. Reichardt, W. (ed.) pp. 116-136. New York: Academic Press (1969)

- Kirschfeld, K.: The visual system of *Musca*: studies on optics, structure and function. In: Information Processing in the Visual System of Arthropods, Wehner, R. (ed.). pp.61-74. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1972)
- Kirschfeld, K.: Optomotorische Reaktionen der Biene auf bewegte "Polarisations-Muster". Z. Naturforsch. 28c, 329-338 (1973a)
- Kirschfeld, K.: Das neuronale Superpositionsauge. Fortschr. Zool. 21, 229-257 (1973b)
- Kolb, G., Eguchi, E.: Die spektrale Transmission des dioptrischen Apparates von *Aeschna cyanae* Müll. Z. Vergl. Physiol. 63, 434 (1969)
- Kolb, G., Autrum, H.: Selektive Adaptation und Pigmentwanderung in den Sehzellen des Bienenauges. J. Comp. Physiol. 94, 1-6 (1974)
- Kretz, R.: Verhaltensphysiologische Analyse des Farbhsehens der Ameise *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Dissertation Universität Zürich (1977)
- Kretz, R.: A Behavioural Analysis of Colour Vision in the Ant *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). J. Comp. Physiol. 131, 217-233 (1979)
- Kuiper, J.W.: On the image formation in a single ommatidium of the compound eye in *Diptera*. In: The Functional Organization of the Compound Eye. Bernhard, C.G. (ed.). pp. 35-50. Oxford: Pergamon Press (1966)
- Langer, H.: Nachweis dichroitischer Absorption des Sehfärbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges. Z. Vergl. Physiol. 51, 258-263 (1965)
- Langer, H.: Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes. Zool. Anz. Suppl. 30, 195-233 (1967)
- Laughlin, S., McGinness, S.: The Structures of Dorsal and Ventral Regions of a Dragonfly Retina. Cell Tiss. Res. 188, 427-447 (1978)
- Lehrer, M.: Die Unterscheidung räumlicher Frequenzen beim Formensehen der Biene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit Universität Zürich (1976).
- Lew, G.T.: Head characters of the Odonata with special reference to the development of the compound eye. Entomol. Am. 14, 41-97 (1933)
- Luft, J.H.: Improvements in epoxy resin embedding methods. J. biophys. biochem. Cytol. 9, 409-414 (1961)
- Menzel, R.: Spectral sensitivity of monopolar cells in the bee lamina. J. Comp. Physiol. 93, 337-346 (1974)
- Menzel, R.: Polarisation Sensitivity in Insect Eyes with Fused Rhabdoms. In: Photoreceptor Optics. Snyder, A.W., Menzel, R. (eds.). pp.372-387. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1975)
- Menzel, R., Snyder, A.W.: Polarised light detection in the bee, *Apis mellifera*. J. Comp. Physiol. 88, 247-270 (1974)
- Menzel, R., Blakers, M.: Functional organisation of an insect ommatidium with fused rhabdom. Cytobiol. 11, 279-298 (1975)
- Menzel, R., Blakers, M.: Colour Receptors in the Bee Eye - Morphology and Spectral Sensitivity. J. Comp. Physiol. 108, 11-33 (1976)
- Meyer, E.: Strukturanalyse der Neurone I. und II.Ordnung im Sehsystem der Ameise *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Dissertation Universität Zürich (1976)
- Meyer, E.: GOLGI-EM-Study of First and Second Order Neurons in the Visual System of *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). Zoomorph. 92, 115-139 (1979)
- Meyer-Rochow, V.B.: Retina and Dioptric Apparatus of the Dung Beetle *Euoniticellus africanus*. J. Insect Physiol. 24, 165-179 (1978)

- Moor, H.: Etching and related problems. Freeze-etching techniques and applications. Benedetti & Favard (eds.). Société Française de Microscopie Electronique, Paris (1973)
- Moor, H., Mühlethaler, K., Waldner, H., Frey-Wyssling, A.: A new freezing ultramicrotome. J. biophys. biochem. Cytol. 10, 1-13 (1961)
- Mote, M.I.; Wehner, R.: Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant *Cataglyphis bicolor* (In Vorb.)
- Müller, L.L., Jacks, T.J.: Rapid chemical dehydration of samples for electron microscopic examinations. J. Histochem. Cytochem. 23, 107-110, (1975)
- Pask, C., Snyder, A.W.: Image detection by the bee ommatidium. J. opt. Soc. Am. 63, 1266-1268 (1973)
- Phillips, E.F.: Structure and development of the compound eye of the honey bee. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 57, 123-157 (1905)
- Phillis, W.A., Comroy, H.L.: The microanatomy of the eye of *Amblyomma americanum* and resultant implications of its structure. Med. Entomol. 13, 685-698 (1978)
- Räber, F.: Elektronenmikroskopische Untersuchung der randzonalen Ommatidien im dorsalen Augenbereich der Honigbiene (*Apis mellifera*) Diplomarbeit Universität Zürich (1975)
- Räber, F.: Retinatopographie und Sehfeldtopologie des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Diss. Univ. Zürich (1979)
- Reimer, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. Berlin-Heidelberg-New York: Springer, p. 598 (1967)
- Reynolds, E.S.: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. L. Cell Biol. 17, 208-212 (1963)
- Ribi, W.A.: The Structure and Connectivity Patterns of the Neurons of the First Optic Ganglion of the Bee (*Apis mellifera*). In: Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology, 50, (4) Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1975). Dissertation Universität Zürich (1974)
- Ribi, W.A.: The First Optic Ganglion of the Bee. I. Correlation between Visual Cell Types and their Terminals in the Lamina and Medulla. Cell Tiss. Res. 165, 103-111 (1975a)
- Ribi, W.A.: Golgi studies of the first optic ganglion of the ant, *Cataglyphis bicolor*. Cell Tiss. Res. 160, 207-217 (1975b)
- Ribi, W.A.: The organization of the lamina ganglionaris of the bee. Z. Naturforsch. 30c, 851-852 (1975c)
- Ribi, W.A.: A Unique Hymenopteran Compound Eye. The Retina Fine Structure of the Digger Wasp *Sphex cognatus* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). Zool. Jb. Anat. Bd. 100, 299-342 (1978)
- Ribi, W.A.: The First Optic Ganglion of the Bee. III. Regional Comparison of the Morphology of Photoreceptor-Cell Axons. Cell Tiss. Res. 200, 345-357 (1979)
- Rossel, S.: Die E-Vektor-Verrechnungsfunktion der Honigbiene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit Universität Zürich (1976)
- Rossel, S., Wehner, R., Lindauer, M.: E-Vector Orientation in Bees. J. Comp. Physiol. 125, 1-12 (1978)
- Schinz, R.H.: Structural specialisation in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*. Cell Tiss. Res. 162, 23-34 (1975)
- Schneider, L., Langer, H.: Die Struktur des Rhabdoms im "Doppelaugen" des Wasserläufers *Gerris lacustris*. Z. Zellforsch. 99, 538-559 (1969)
- Schneider, L., Gogala, M., Draslar, K., Langer, H., Schlecht, P.: Feinstruktur und Schirmpigmenteigenschaften der Ommatidien des Doppelauges von *Ascalaphus* (Insecta, Neuroptera). Cytobiol. 16, 274-307, (1978)

- Seidl, R., Kaiser, W.: Visual Field Size, Binocular Domain and the Ommatidial Array of the Compound Eyes in Honeybees (in prep.)
- Sherk, T.E.: Development of the Compound Eyes of Dragonflies (*Odonata*). I. Larval compound eyes. J. Exp. Zool. 201, (3) 391-416 (1977)
- Sherk, T.E.: Development of the compound eyes of dragonflies (*Odonata*). II. Development of the larval compound eyes. J. Exp. Zool., 203, 47-60 (1978a)
- Sherk, T.E.: Development of the compound eyes of dragonflies (*Odonata*). III. Adult compound eyes. J. Exp. Zool., 203, 61-80 (1978b)
- Sherk, T.E.: Development of the compound eyes of dragonflies (*Odonata*). IV. Development of the adult compound eyes. J. Exp. Zool., 203, 183-200 (1978c)
- Skrzipek, K.-H., Skrzipek, H.: Die Anordnung der Ommatidien in der Retina der Biene (*Apis mellifica* L.). Z. Zellforsch. 139, 567-582 (1973)
- Skrzipek, K.-H., Skrzipek, H.: The Ninth Retinula Cell in the Ommatidium of the Worker Honey Bee (*Apis mellifera* L.). Z. Zellforsch. 147, 589-593 (1974)
- Snyder, A.W., Pask, C.: Can an individual bee ommatidium detect an image? J. Comp. Physiol. 80, 51-55 (1972)
- Sommer, E.W.: Die neunte Retinulazelle und die Projektion der Sehzellen auf das erste optische Ganglion (Lamina) im Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). Eine GOLGI-EM-Studie. Diplomarbeit Universität Zürich (1974)
- Sommer, E.W., Wehner, R.: The retina-lamina projection in the visual system of the bee, *Apis mellifera*. Cell Tiss. Res. 163, 45-61 (1975)
- Stockhammer, K.: Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten. Z. Vergl. Physiol. 38, 30-83 (1956)
- Stockhammer, K.: Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Ergeb. Biol. 21, 23-56 (1959)
- Strausfeld, N.J.: Variations and invariants of cell arrangements in the nervous system of insects. Verh. Zool. Ges. 64, 97-108 (1970)
- Täuber, U.: Analyse des Polarisationszustandes des aus dem Rhabdomer austretenden Lichtes. J. Comp. Physiol. 95, 169-183 (1974)
- Varela, F.G., Porter, K.R.: Fine Structure of the Visual System of the Honeybee (*Apis mellifera*). I. The Retina. J. Ultrastruct. Res. 29, 236-259 (1969)
- Varela, F.G.: Fine structure of the visual system of the honey bee (*Apis mellifera*). II. The lamina. J. Ultrastruct. Res. 31, 178-194 (1970)
- Varela, F.G., Wiitanen, W.: The optics of the compound eye of the honey bee (*Apis mellifera*). J. gen. Physiol. 55, 36-358 (1970)
- Wada, S.: Spezielle randzonale Ommatidien der Fliegen (*Diptera: Brachycera*): Architektur und Verteilung in den Komplexaugen. Z. Morph. Tiere 77, 87-125 (1974a)
- Wada, S.: Randzonale Ommatidien von *Calliphora erythrocephala*: Architektur der zentralen Rhabdomer-Kolumne und Topographie im Komplexauge. Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 3, 397-424 (1974b)
- Wehner, R.: Pattern modulation and pattern detection in the visual system of Hymenoptera. In: Information Processing in the Visual Systems of Arthropods, Wehner, R. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer pp. 183-194 (1972a)
- Wehner, R.: Dorsoventral asymmetrie in the visual field of the bee, *Apis mellifera*. J. Comp. Physiol. 77, 256-277 (1972b)

- Wehner, R.: Space Constancy of the Visual World in Insects. *Fortschr. Zool.* 23, (1) 148-160 (1975)
- Wehner, R., Bernard, G.D., Geiger, E.: Twisted and Non-twisted Rhabdoms and Their Significance for Polarization Detection in the Bee. *J. Comp. Physiol.* 104, 225-245 (1975)
- Wehner, R.: Structure and Function of the Peripheral Visual Pathway in Hymenopterans. In: *Neural Principles in Vision*. Zettler, F., Weiler, R. (eds.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer pp.280-333 (1976a)
- Wehner, R.: Polarized-Light Navigation by Insects. *Scientific American*, pp.106-115 (July 1976b)
- Wehner, R., Bernard, G.D.: Die Bestimmung der E-Vektor-Richtung partiell linear polarisierten Lichts bei Hymenopteren. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Stuttgart: Fischer*, p.252 (1976)
- Wehner, R., Flatt, I.: Visual Fixation in Freely Flying Bees. *Z. Naturforsch.* 32c, 469-471 (1977)
- Wehner, R.: Mustererkennung bei Insekten: Lokalisation und Identifikation visueller Objekte. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, pp.19-41. Stuttgart: Fischer Verlag (1979).
- Weiler, R.; Huber, M.: The Significance of Different Eye Regions for Astromenotactic Orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). In: *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*. R. Wehner (Ed.). pp.287-293. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1972).
- Zolotov, V.; Frantsevich, L.: Orientation of bees by the polarized light of a limited area of the sky. *J. Comp. Physiol.* 85, 25-36 (1973).

VI. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden anhand elektronenmikroskopischer Studien Retinula-Spezialisierungen innerhalb der Bienenretina untersucht und im Zusammenhang mit verschiedenen optischen Leistungen diskutiert. Neben der Anwendung histologischer Arbeitstechniken erfolgt die Bestimmung der Blickrichtung ausgewählter Ommatidien und die Abgrenzung des binoculären Sehfeldes in der dorsalen Augenhälfte mittels optischer Methoden (Pseudopupillen-Technik unter antidromen Beleuchtungsbedingungen).

1. Ein charakteristisches Strukturmerkmal der 8er-Retinulae (die aus acht langen und einer kurzen basalen Sehzelle aufgebaut sind) stellt die Drehung der Rhabdome entlang der Längsachse dar. Besonders galt es zu prüfen, ob der Retinulatwist artifiziell während Präparation und Fixation entstehen kann. Doch konnte der Twist in der dorsalen 8er-Region auch mit anderen Methoden (Gefriersubstitution, Gefrierätztechnik) als der konventionellen EM-Technik bestätigt werden. Damit dürften sich mögliche Präparationsartefakte weitgehend ausschliessen lassen. Die Rhabdomdrehung wurde ebenfalls in der ventralen Augenhälfte untersucht. In der ausgewählten dorsalen 8er-Region beträgt die Twistrate für die beiden entgegengesetzt drehenden Rhabdomtypen $0.91^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.33^{\circ}$; X-Typ) und $0.83^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.29^{\circ}$; Y-Typ) bei einer mittleren Retinulalänge von 250-260 μm . In der untersuchten ventralen Region werden die entsprechenden Werte für den X-Typ mit $0.88^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.10^{\circ}$) bzw. für den Y-Typ mit $0.77^{\circ} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ ($\pm 0.09^{\circ}$) bei einer Retinulalänge von 300-310 μm berechnet. In beiden Regionen lässt sich die Tendenz zur Anordnung der Axonbündel in dorso-ventraler Richtung unmittelbar über der Basalmembran beobachten. Hierfür ist in der dorsalen 8er-Region bei den relativ kürzeren Retinulae eine grössere Drehrate erforderlich als ventral.

2. Die Übergangszone zwischen dorsaler und ventraler Rhabdomgeometrie der 8er-Retinulae liegt innerhalb der 64.-79. z-Reihe (vom dorsalen z-Achsenursprung aus gezählt).

3. Der optisch bestimmte Augenhorizont befindet sich bei annähernd natürlicher Kopfhaltung frontal in der 79. und lateral in der 75. z-Reihe (vom dorsalen z-Achsenursprung aus gemessen), d.h. innerhalb der anatomisch nachgewiesenen Übergangszone.

4. Ein spezialisierter Retinabezirk am dorsalsten Augenrand, der aus im Mittel 141 9er-Retinulae besteht, ist durch neun lange, unverdrillte Sehzellen pro Retinula charakterisiert. Der Anteil dieser 9er-Region an den rund 5500 Facetten im Auge beträgt 2.56%. In der 9er-Retinula lassen sich nach Analogieschlüssen, die Mikrovilli-Durchmesser, Kernhorizonte u.a. Merkmale der Sehzellen berücksichtigen, im Vergleich mit der 8er-Retinula ebenfalls drei UV-Rezeptoren postulieren. Zwei davon besitzen die gleiche Mikrovilli-Richtung, bei der dritten sind die Mikrovilli senkrecht dazu angeordnet. Aufgrund der Rhabdomgeometrie können in der 9er-Region vier Rhabdomtypen unterschieden und die neun Retinulazellen pro Retinula individuell angesprochen werden. Die beiden UV-Rezeptoren mit paralleler Mikrovilli-Richtung sind in den 9er-Retinulae fächerförmig innerhalb der 9er-Region angeordnet. Eine mögliche funktionelle Bedeutung dieses "UV-Fächers" bei der Himmelsnavigation wird diskutiert.

4. Eine sog. "graue Corneazone" umfasst innerhalb der ersten 5-6 dorsalsten Randreihen im untersuchten Auge 129 Cornealinsen, die als Struktureigentümlichkeit randständige Porenkanäle aufweisen. Senkrecht zur Linsenoberfläche angeordnet, erweisen sich diese Porenkanäle als Ausstülpungen der sekundären Pigmentzellen. Möglicherweise beruht das "trübe Medium" der "grauen Zone" auf Reflexionen an diesen Porenkanälen.

5. Am ventralsten Augenrand konnten keine mit der spezialisierten 9er-Region vergleichbare Struktureigentümlichkeiten im Ommatidienbauplan gefunden werden. Die Rhabdomdrehung ist hier ebenfalls systematisch und erreicht im untersuchten Auge einen Betrag von annähernd 270° .

6. Mittels des Pseudopupillenphänomens wird das binoculäre Sehfeld in der dorsalen Augenregion bestimmt und in einer Kugeloberflächenprojektion dargestellt. Die binoculäre Sehfeldgrenze wird

ebenfalls im x-y-z-Achsensystem festgelegt. Die grösste Ausdehnung des binoculären Sehfeldes liegt im Zenitbereich bei 44° ($\pm 2.70^\circ$). In anteriorer Richtung nimmt die Sehfeldausdehnung bis zum Betrag von 34° ($\pm 2.06^\circ$) bei 30° Elevation über dem Horizont ab. In frontaler Horizontposition beträgt die Sehfeldbreite noch 28° ($\pm 1.46^\circ$). Posterior nimmt die Sehfeldausdehnung bezüglich derjenigen im Zenitbereich in ständig grösser werdenden Schritten bis zum Ursprung der Grenzlinie zwischen ipsilateralem und kontralateralem Sehbereich am Augenrand ab: Bei 70° Elevation über dem Horizont beträgt sie 40° ($\pm 2.60^\circ$), misst bei 50° Elevation noch 26° ($\pm 3.32^\circ$) und bei 40° nur noch 16° ($\pm 2.14^\circ$). Bei 35° Elevation über dem Horizont liegt der Ursprung der Grenzlinie am posterioren Augenrand: die hintere Grenze des binoculären Sehfeldes ist erreicht.

7. Die 9er-Region dehnt sich vom Zenitbereich in anteriorer Richtung bis zu einem mittleren Winkelbetrag von 43° zum vorderen Augenrand und in posteriorer Richtung bis zum Betrag von 133° zum hinteren Augenrand aus, wenn die frontale Horizontposition bei 0° festgelegt wird. Die maximale Ausdehnung in der Breite wird im Zenitbereich bei einem mittleren Betrag von 19° erreicht, d.h. bei 38° - 44° für beide Augen zusammen (wenn man berücksichtigt, dass die Facetten in der Medianebene des Kopfes von 8er-Ommatidien gebildet werden). Die 9er-Region liegt in beiden Augen symmetrisch bezüglich dieser Medianebene.

8. Die Analyse der Mikrovilli-Orientierung innerhalb des "UV-Fächers" in der 9er-Region zeigt, dass die Mikrovilli der beiden UV-Zellen mit paralleler Mikrovilli-Anordnung im Zenitbereich annähernd senkrecht zur Medianebene des Kopfes ausgerichtet sind. In 40 - 50° Entfernung in anteriorer sowie in posteriorer Richtung vom Zenit sind aufgrund der fächerförmigen Anordnung der 9er-Rhabdomtypen nicht mehr diese beiden UV-Zellen, sondern die dritten UV-Zellen in den Retinulae annähernd senkrecht zur Medianebene angeordnet. Zwischen diesen beiden Grenzbereichen dreht sich die durch die beiden UV-Zellen mit paralleler Mikrovilli-Orientierung gegebene Achse kontinuierlich.

Curriculum vitae

Am 11. April 1947 wurde ich, Ernst Werner Sommer, als Sohn des Ernst Sommer von Sumiswald (BE) und der Anna Sommer, geb. Z'berg, in Sulgen (TG) geboren. Ich wuchs in Sulgen auf und besuchte dort die Primar- und die Sekundarschule (1954-1962). Die Mittelschulausbildung erhielt ich anschliessend am Lehrerseminar in Kreuzlingen, wo ich im Frühjahr 1968 mit dem Primar-Lehrdiplom abschloss. Nach einem Jahr Primarlehrer-Praxis in Frauenfeld, begann ich im Winter 1969/70 mit dem Biologiestudium (Hauptfach Zoologie) an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Mit einer Arbeit über "Die neunte Retinulazelle und die Projektion der Sehzellen auf das erste optische Ganglion (Lamina) im Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). Eine GOLGI-EM-Studie." wurde ich im Frühjahr 1975 als Naturwissenschaftler diplomiert. Danach folgte ein Biologiestudium mit Hauptfach Neurobiologie, welches ich im Sommer 1979 mit der Dissertation abschloss. Die Diplomarbeit und die Dissertation entstanden unter der Leitung von Prof.Dr.R.Wehrner, Direktor am Zoologischen Institut. Seit 1974 bin ich als Assistent am Zoologischen Institut, Abteilung Neurobiologie, tätig. Zwischen 1976 und 1977 war ich insgesamt für ein Jahr zur Weiterbildung beurlaubt und 1978 verheiratete ich mich mit Susanne Keller.

Dozentenverzeichnis (Vorlesungen, Übungen und Praktika):

Zoologie, Paläontologie	Burla,H., Chen.P.S., Hadorn,E., Hediger,H., Hünemann,K.H., Jungen-Hauschtek,E., Jungen,H., Kubli,E., Kuhn-Schnyder,E., Kummer,H., Nöthiger,R., Rieber,H., Tardent,P., Tobler,H., Wehrner,R., Ziswiler,V.
Anthropologie, Anat./Physiol.	Akert,K., Biegert,J., Cuénod,M., Felix,D., Henn,V., Hepp,K., Hunsperger,R., Kubik,St., Lichtensteiger,W., Scheffrahn,W.
Botanik	Bachofen,R., Cook,C.D.K., de Mendoza-Heuer,I., Endress,P., Hohl,H.-R., Rast,D., Rohwedder,O., Schlittler,J., Schwegler,F., Wanner,H.
Mathematik, Chemie, Physik	Batschelet,E., Eugster,C.H., Kündig,W., Oswald,P., Schmid,H., van der Waerden,B. L.
"Interdisziplinär"	Dobai,J., Keller,O., Staiger,E., v. Uslar,D., Woodtli,O.

Seit Mai 1979 nehme ich am 12. Postgraduate Kurs für experimentelle Medizin und Biologie der Universität Zürich teil, der ein Jahr dauern wird.

